







# LEHRBUCH

DER

# BOTANIK

NACH DEM

GEGENWÄRTIGEN STAND DER WISSENSCHAFT

BEARBEITET

VON

DR. JULIUS SACHS,

ORDENTLICHEM PROFESSOR DER BOTANIK IN WÜRZBURG.

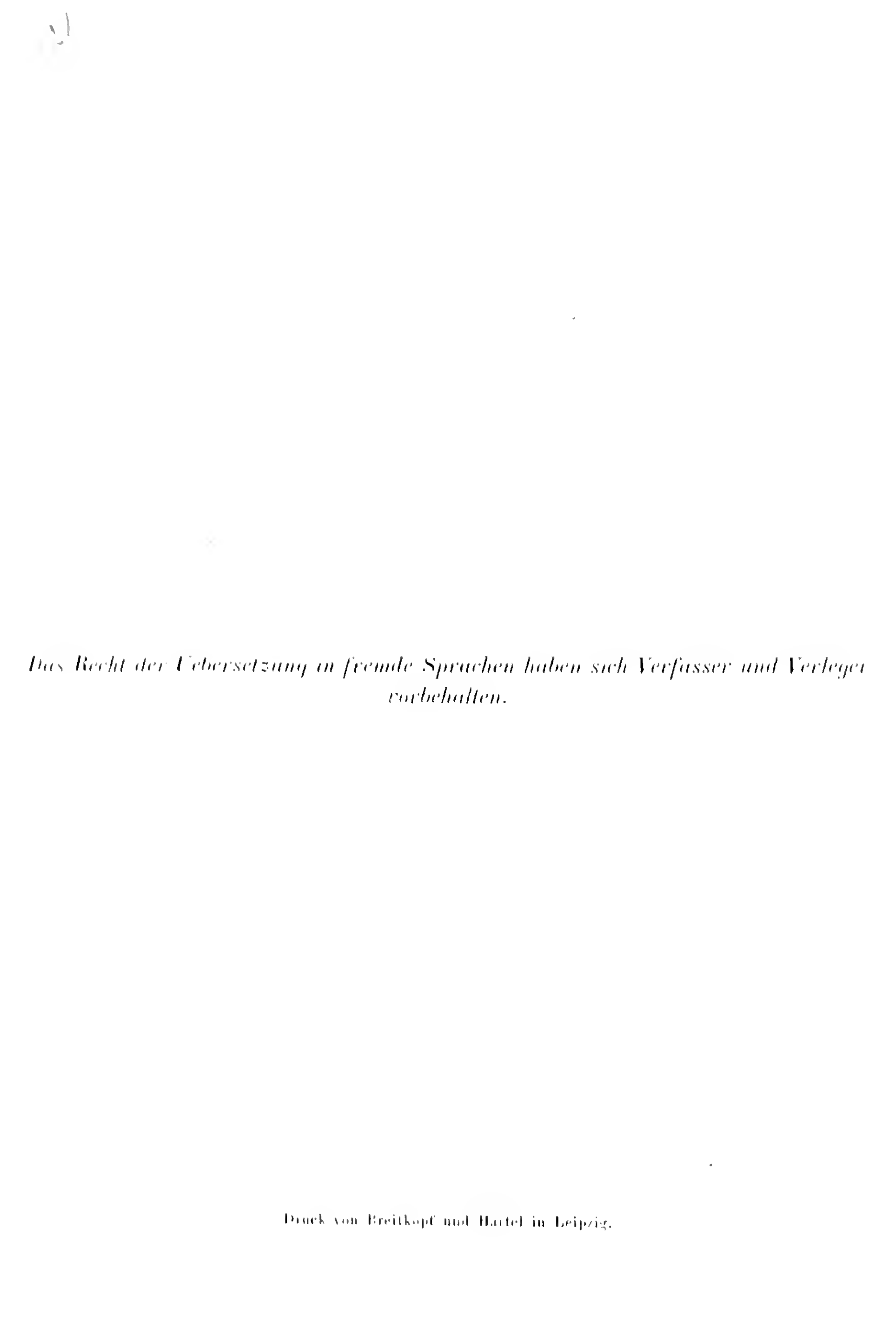
VIERTE, UMGEARBEITETE AUFLAGE.

MIT 492 ABBILDUNGEN IN HOLZSCHNITT.

LEIPZIG,

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.

1874.





Druck von Breitkopf und Härtel in Leipzig.

# Vorrede.

Das hier vorliegende Lehrbuch der Botanik soll den Anfänger in den gegenwärtigen Zustand unserer Wissenschaft einführen, es soll ihn nicht nur mit den wichtigsten bereits festgestellten Thatsachen des Pflanzenlebens bekannt machen, sondern auch auf die Theorien und Probleme hinweisen, mit denen sich die botanische Forschung jetzt vorwiegend beschäftigt: die Anordnung des Stoffes, die Gliederung des Ganzen, die Darstellungsweise im Einzelnen ist ausschliesslich auf diesen Zweck berechnet. Weitläufige Auseinandersetzungen über Fragen von mehr untergeordneter Bedeutung habe ich vermieden, um die Bestimmtheit der Umrisse des Bildes, welches ich entwerfen wollte, nicht zu verwischen; nur wo es sich um die Feststellung von Thatsachen oder um die Begründung von Ansichten fundamentaler Bedeutung handelte, habe ich mir hin und wieder einige kritische Bemerkungen gestattet.

Die geschichtliche Entwickelung botanischer Begriffe und Anschauungsweisen gehört meiner Ansicht nach nicht in ein Lehrbuch der Botanik; die Darstellung würde dadurch nur verwickelt, das System zusammenhängender Begriffe, die Logik der Thatsachen gestört.

Es wäre daher auch überflüssig gewesen, wissenschaftliche Arbeiten, die nur noch historisches Interesse haben, zu citiren; bei den Citaten kam es mir vielmehr vor Allem darauf an, dem Anfänger solche Schriften zu nennen, in denen er ausführlichere Belehrung über Dinge findet, die ich hier nur kurz berühren konnte; zuweilen habe ich auch Arbeiten Anderer nur deshalb citirt, weil sie von den meinigen abweichende Ansichten vertreten; der Anfänger wird so in den Stand gesetzt, sich selbst ein Urtheil zu bilden. Ein Theil der Citate hat endlich nur den Zweck, die Autoritäten zu nennen, auf die ich mich bei Ewähnung solcher Thatsachen stütze, die ich nicht, oder nicht hinreichend

aus eigener Anschauung kenne. Uebrigens wird ein aufmerksamer Leser aus meiner Behandlung der Literatur auch leicht die Namen und die Bedeutung derjenigen Forscher kennen lernen, welche zumal in neuerer Zeit die Wissenschaft wesentlich gefördert haben.

Die weit überwiegende Mehrzahl der Abbildungen sind Originale, viele das Resultat langwieriger Untersuchungen; bei den Copieen ist der Name des Autors, dem sie entlehnt sind, jederzeit in der Figurenerklärung angegeben; übrigens habe ich fremde Abbildungen nur dann benutzt, wenn mir die betreffenden, oft gerade die lehrreichsten, Objecte nicht zu Gebote standen, oder wenn es mir unmöglich schien, derzeit Besseres zu liefern.

Ueber den Gedankengang des ganzen Buches wird die hier folgende Inhaltsübersicht hinreichend Auskunft geben; zahlreiche Einzelnheiten findet man mit Hilfe des Registers; Anfänger möchte ich besonders darauf aufmerksam machen, dass wissenschaftliche Kunstausdrücke, die zuweilen an Stellen des Buches vorkommen, wo sie noch nicht erklärt worden sind, mit Hilfe des Registers leicht ihre Erklärung finden.

# Zur vierten Auflage.

Obgleich seit dem Erscheinen der dritten Auflage nur ein und ein halbes Jahr verflossen sind, enthält diese neue Auflage doch abermals zahlreiche Veränderungen und Zusätze, unter denen ich hier nur die von beträchtlicherem Umfange besonders hervorheben will:

im ersten Buch:

1) über Cystolithen p. 66—70,
2) Gewebeformen p. 81—95,
3) nachträgliches Dickenwachsthum p. 127—140,
4) Generationswechsel p. 227—234;

im zweiten Buch:

5) Thallophyten p. 235—311,
6) Gefässkryptogamen p. 383—475;

im dritten Buch:

7) Geotropismus p. 817—825,
8) period. Bewegungen der wachsenden Laubblätter und Blumenkronen p. 843—850,
9) Bewegungen der ausgewachsenen Organe p. 851—869,
10) Sexualität p. 875—878.

In Folge dieser Veränderungen und Zusätze ist der Umfang des Buches abermals um ungefähr fünf Bogen erweitert, die Zahl der Abbildungen von 461 auf 492 gestiegen.

Wie bei der Bearbeitung der zweiten und dritten Auflage wurde ich auch diesmal von befreundeten Botanikern durch Mittheilungen gefördert, welche ihre damals noch nicht publicirten Untersuchungen betreffen; in dieser Beziehung bin ich ganz besonders Herrn Professor Dr. Pfeffer zu vielem Dank

verbunden; seiner Zuvorkommenheit verdanke ich u. A. wichtige Angaben über die periodischen Bewegungen wachsender Laubblätter und Blumen; Herr Professor Pringsheim setzte mich durch rechtzeitige Zusendung eines Separatabdruckes in den Stand, seine wichtige Untersuchung über die Saprolegnieen noch für diese Auflage des Lehrbuchs verwerthen zu können, und Herrn Dr. Hugo de Vries habe ich für eine Notiz über die Dehnbarkeit wachsender Internodien zu danken; die hier gegebene Darstellung der Hefepilze, Myxomyceten, Zygomyceten und Ascomyceten stützt sich grossentheils auf die ausgezeichneten Monographieen Dr. Brefeld's, der mich auch auf die typische Bedeutung des Endophyllum für die Aecidiomyceten aufmerksam machte.

Während des beträchtlichen Zeitraums von acht Monaten, den Bearbeitung und Druck der neuen Auflage in Anspruch nahm, sind eine Reihe werthvoller Abhandlungen erschienen, die ich leider nicht mehr benutzen konnte; ganz besonders bedauere ich das in Betreff der Entwickelungsgeschichte der Lenticellen (bot. Zeitg. 1873) und der Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Flechten (bot. Zeitg. 1874) von E. Stahl, des Spitzenwachsthums der Wurzeln von Janczewski (bot. Zeitg. 1874), und der Untersuchungen Kienitz-Gerloff's über das Lebermoos-Sporogonium (bot. Zeitg. 1874).

Würzburg, 2. Mai 1874.

**Dr. J. Sachs.**

# Inhaltsübersicht.

## Erstes Buch.

# Allgemeine Morphologie.

### Erstes Kapitel.

### Morphologie der Zelle.



### Zweites Kapitel.

### Morphologie der Gewebe.



### Drittes Kapitel.

### Morphologie der äusseren Gliederung der Pflanzen.

## Zweites Buch.

# Specielle Morphologie und Grundzüge der Systematik.

## Dritte Gruppe: **Die Gefässkryptogamen.**



## Vierte Gruppe: **Die Phanerogamen.** 475

# Drittes Buch.

# Physiologie.

## Erstes Kapitel.

## Die Molecularkräfte in der Pflanze.



## Zweites Kapitel.

## Chemische Vorgänge in der Pflanze.



## Drittes Kapitel.

## Allgemeine Lebensbedingungen der Pflanzen.



## Viertes Kapitel.

## Mechanik des Wachsens.

Seite

## Fünftes Kapitel.

### Periodische und Reizbewegungen ausgewachsener Organe (Bewegungsorgane).



## Sechstes Kapitel.

### Die Sexualität.



## Siebentes Kapitel.

### Die Entstehung der Pflanzenformen.

# Register der Holzschnitte.

# Erstes Buch.

# Allgemeine Morphologie.

## Erstes Kapitel.

## Morphologie der Zelle.

§ 1. Vorläufige Orientirung über das Wesen der Zelle. Die Substanz der Pflanzen ist nicht homogen, sondern zusammengesetzt aus kleinen, dem unbewaffneten Auge meist nicht mehr unterscheidbaren Gebilden, deren jedes, wenigstens zeitweilig, ein in sich geschlossenes Ganzes darstellt, in welchem, von aussen nach innen, feste, weiche und flüssige Schichten von chemisch verschiedener Natur concentrisch zusammengeordnet sind. Diese Gebilde sind es, die man als Zellen bezeichnet. Gewöhnlich sind ihrer viele dicht zusammengelagert und fest verbunden, sie bilden dann ein Zellengewebe; bei jeder sich vollständig auslebenden Pflanze kommt aber wenigstens einmal eine Zeit, wo an bestimmten Stellen gewisse Zellen sich aus dem Verbande abtrennen und vereinzelt jede für sich einen besonderen Lebenslauf beginnen (Sporen, Pollenkörner, Eizellen, Brutzellen).

Wie Gestalt und Grösse der ganzen Pflanze, so ist auch Form, Gliederung und Volumen der Zelle einer gesetzmässigen Veränderung unterworfen, und ihr Wesen kann daher nicht durch Kenntniss eines einzelnen Zustandes, es muss vielmehr aus den Veränderungen, die man die Lebensgeschichte der Zelle nennen kann, erschlossen werden. Da ferner jede Zelle für die Oekonomie der Pflanze eine bestimmte Rolle übernimmt, d. h. gewissen chemischen oder mechanischen Zwecken vorzugsweise dient, so zeigt sich auch in den Zellenformen eine Mannigfaltigkeit, welche den verschiedenen Funktionen entspricht. Diese Verschiedenheiten treten aber gewöhnlich erst dann hervor, wenn die Zellen ihren ersten Jugendzustand verlassen haben; die jüngsten Zellen einer Pflanze sind von einander nur wenig verschieden.

Das in allen Zellen waltende Gestaltungsgesetz tritt in der Jugend also reiner hervor; je mehr die sich ausbildenden Zellen sich ihren specifischen Lebensaufgaben anpassen, desto mehr wird es unkenntlich. Jenes schon oben kurz angedeutete morphologische Gesetz der Zellen wollen wir nun specieller darzulegen suchen.

Die überwiegende Mehrzahl der Zellen in saftigen, lebenden Pflanzentheilen, z. B. jungen Wurzeln, Blättern, Internodien, Früchten, zeigt sich zusammen-

gesetzt aus drei concentrisch gelagerten Schichten, einer äusseren, festen, elastischen Haut, Zellhaut (Zellwand), welche aus einem ihr eigenthümlichen Stoff, der Cellulose, besteht (Fig. 1. *C*, *h*); der Innenseite dieser allseitig geschlossenen Haut dicht anliegend findet sich eine zweite ebenfalls allseitig geschlossene Schicht, deren Substanz weich, unelastisch ist und immer eiweissartige Stoffe enthält; diese Substanz wurde von H. v. Mohl mit dem sehr bezeichnenden Namen: Protoplasma belegt[1]; es bildet in dem hier betrachteten Zustand der Zellen einen von der Zellwand umschlossenen Sack, in welchem meist noch andere Protoplasmaportionen in Form von Platten und Strängen vorhanden sind (Fig. 1. *C*, *p*). Bei manchen niederen Gewächsen fehlend, bei allen höheren Pflanzen ausnahmslos, liegt in dem Protoplasma eingebettet ein rundlicher Körper, dessen Substanz der des Protoplasma sehr ähnlich ist; es ist der Zellkern (Fig. 1. *C*, *k*). Der von dem Protoplasmasack umschlossene Hohlraum ist mit einer wässerigen Flüssigkeit, dem Zellsaft, (Fig. 1. *C*, *s*) erfüllt. Ausserdem finden sich sehr gewöhnlich noch körnige Gebilde im Innern der Zelle, die wir aber für den Augenblick ausser Acht lassen können.

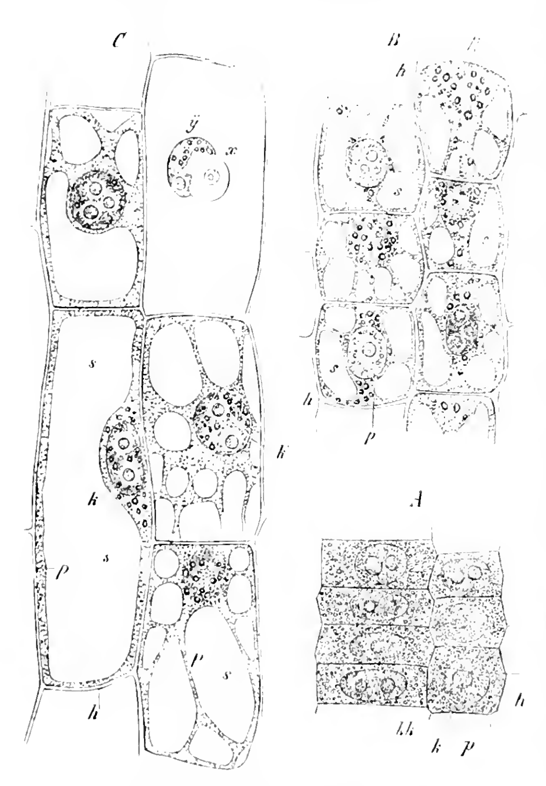



Fig. 1. Parenchymzellen aus der mittleren Schicht der Wurzelrinde von *Fritillaria imperialis*: Langsschnitte, nach 550maliger Vergrosserung. *A* dicht uber der Wurzelspitze liegende, sehr junge Zellen, noch ohne Zellsaft; *B* die gleichnamigen Zellen etwa 2 Millimeter uber der Wurzelspitze, der Zellsaft *s* bildet im Protoplasma *p* einzelne Tropfen, zwischen denen Protoplasmawände liegen; *C* die gleichnamigen Zellen etwa 7–8 Millimeter uber der Wurzelspitze; die beiden Zellen rechts unten sind von der Vorderfläche gesehen, die grosse Zelle links unten im optischen Durchschnitt gesehen; die Zelle rechts oben durch den Schnitt geöffnet; der Zellkern lässt unter dem Einfluss des eindringenden Wassers eine eigenthümliche Quellungserscheinung wahrnehmen (*x y*).

Zellen von der hier betrachteten Entwickelungsstufe bestehen also aus fester Haut, weichem Protoplasma (sammt Kern) und flüssigem Zellsaft. Anfangs aber fehlt der Saft; untersucht man dieselben Zellen in einem sehr frühen Entwickelungszustand, so sind sie kleiner (Fig 1. *A*), ihre Haut dünner, das Protoplasma stellt einen soliden Körper dar, in dessen Mitte der verhältnissmässig sehr grosse Zellkern (*k*) liegt. Der Zellsaft findet sich erst dann ein, wenn die ganze Zelle an Volumen rasch zunimmt (Fig. 1. *B*), er tritt anfangs in Form von Tropfen (Vacuolen) im Inneren

1) H. v. Mohl: uber die Saftbewegungen im Innern der Zellen, Botanische Zeitung 1846, p. 73. Die Bedeutung dieser Substanz fur das Zellenleben wurde gleichzeitig auch von Nägeli erkannt, der sie mit Schleiden als »Schleim« bezeichnete (Zeitschrift fur wissensch. Botanik von Schleiden und Nägeli Heft III 1846 p. 53).

des Protoplasmakörpers auf (Fig. 1, *B*, *s*), später fliessen diese gewöhnlich zusammen und bilden einen einzigen Saftraum (Fig. 1. *C*, *s*), welcher von dem nun sackartig hohl gewordenen Protoplasmakörper umschlossen wird.

In ihrer frühesten Jugend zeigen auch die Zellen des Holzes und Korkes der Bäume Entwickelungszustände, welche im Wesentlichen den durch Fig. 1 dargestellten entsprechen. Bei diesen Zellen aber folgt dem Auftreten des Zellsaftes sehr bald ein neuer Zustand: das kernhaltige Protoplasma verschwindet nämlich und lässt die entweder mit Luft oder mit Wasser erfüllte Zellhaut zurück. Das ältere Holz und der fertige Kork bestehen also aus einem blossen Gerüst von Zellhäuten.

Nun tritt aber ein gewichtiger Unterschied auf in dem Verhalten der Zellen, welche einen Protoplasmakörper enthalten, und denen, wo er bereits verschwunden ist. Nur die ersteren sind im Stande zu wachsen, neue chemische Verbindungen zu erzeugen, unter Umständen auch neue Zellen zu bilden, die letzteren sind niemals einer weiteren Entwickelung fähig, sie dienen dem Pflanzenkörper nur noch durch ihre Festigkeit, Wasseranziehung und eigenthümliche Form, wie das Holz, oder als schützende Hülle, welche, wie das Korkgewebe, die saftigen, lebenden Zellenmassen umgiebt.

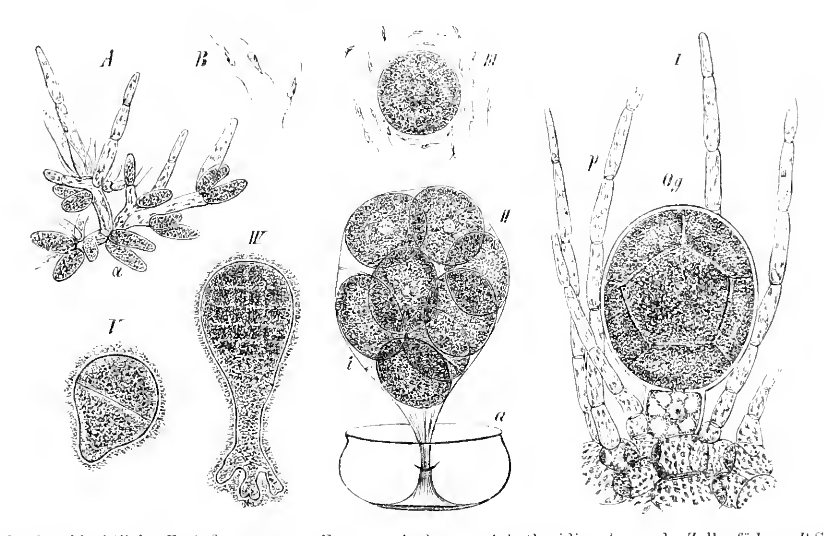



Fig. 2. Geschlechtliche Fortpflanzung von Fucus vesiculosus; *A* Antheridien tragende Zellenfäden, *B* Spermatozoiden. *I* Oogonium *Og* mit Paraphysen *p*; *II* die äussere Haut *a* des Oogoniums ist geplatzt, die innere *i* hervorgetreten, sie enthält die Eier; *III* ein ausgetretenes Ei, von Spermatozoiden umschwärmt; *V* erste Theilung des befruchteten Eies, *IV* junger Fucus, durch Wachsthum des befruchtenden Eies entstanden (nach Thuret: Ann. des sciences nat. 1851 T. 11. *B* 330mal, alles andere 160mal vergr.)

Da nun in den vom Protoplasma verlassenen Zellen keine weiteren Entwickelungsvorgänge mehr stattfinden, so ist schon daraus zu schliessen, dass jenes die nächste Ursache der letzteren sei. Wir werden in einem folgenden Paragraphen sehen, dass die Entwickelung jeder Zelle mit der Bildung eines Protoplasmakörpers beginnt, dass auch die Zellhaut von ihm erzeugt wird, noch auffallender tritt aber das Verhältniss des Protoplasma zur Zellbildung in solchen Fällen hervor, wo es als nackter, scharf begrenzter, solider Körper eine Zeit lang fortlebt, um sich erst später wieder mit einer Zellhaut zu umkleiden und Zellsaft

in sich aufzunehmen. Ein klares Beispiel liefert die Fortpflanzung der Fucaceen. An den fruchtbaren Aesten dieser grossen Meeresalgen, unter denen wir den F. vesiculosus als Beispiel nehmen, bilden sich in eigenthümlichen Behältern grosse Zellen, die Oogonien (Fig. 2. *Og*); der von der Zellhaut umschlossene Raum derselben erfüllt sich dicht mit feinkörnigem Protoplasma, welches anfangs eine homogene Masse darstellt; zuletzt aber in acht Portionen zerfällt, die den Zellraum des Oogoniums dicht erfüllend sich gegenseitig drücken und polygonal erscheinen. Die Wandung des Oogoniums besteht aus zwei Schichten: die äussere platzt, und aus ihr tritt die innere in Form eines Sackes hervor, der sich unter Wasseraufnahme ausdehnt; in dem nun geräumigeren Sacke runden sich die Protoplasmaportionen ab (Fig. 2. *II*), dann zerreisst auch dieser, und die sich vollkommen sphärisch abrundenden Protoplasmakörper treten ins Freie. Durch die befruchtende Wirkung anderer kleiner Protoplasmagebilde, der Spermatozoiden, werden diese Kugeln zu weiterer Entwickelung angeregt; aus dem Innern der Protoplasmakugel (des befruchteten Eies) tritt zunächst eine farblose Substanz hervor, welche zu einer geschlossenen Zellhaut erhärtet. Die neu entstandene Zelle wächst nun nach zwei verschiedenen Richtungen in verschiedener Weise und liefert durch weitere Umbildungen (Fig. 2. *V* und *IV*) eine junge Fucuspflanze.

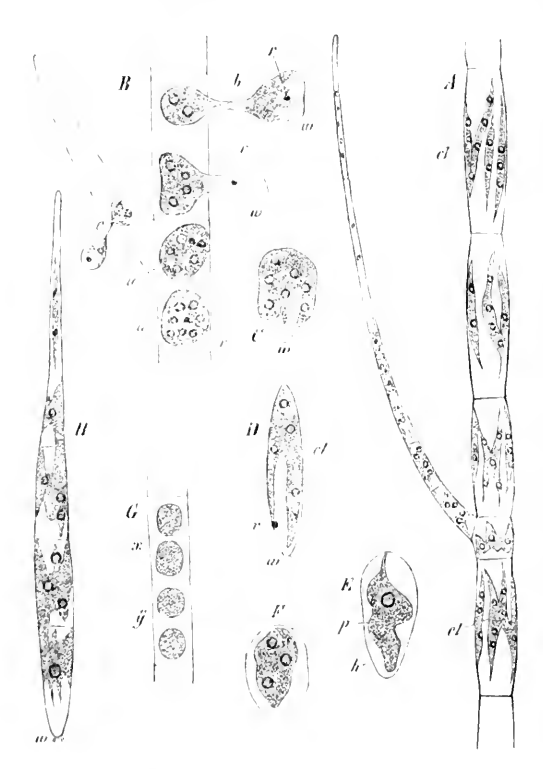



Fig. 3. Stigeoclonium insigne (nach Nägeli, Pflanzenphysiol. Untersuchungen Heft 1); *A* ein aus einer Zellenreihe bestehender Ast der Alge mit einem Seitenzweig; *cl* sind grün gefärbte Protoplasmagebilde (Chlorophyll), welche in dem farblosen, in der Zeichnung nicht sichtbaren Protoplasmaschlauch jeder Zelle eingebettet sind; *B* die Protoplasmakorper der Zellen contrahiren sich und treten durch Oeffnungen der Zellhäute hinaus; *C* Schwärmspore noch ohne Haut; *D* eine solche zur Ruhe gekommen, bei *E* und *F* getödtet; das Protoplasma *p* zieht sich zusammen und lässt die neugebildete Zellhaut *h* erkennen; *H* eine junge, aus der Schwärmspore erwachsene Pflanze; *G* zwei Zellen eines Fadens, die in Theilung begriffen sind. Der Protoplasmakorper jeder Zelle (*x* und *y*) ist einstweilen in 2 gleiche Theile zerfallen und durch ein zugesetztes Reagens contrahirt.

Noch deutlicher als in diesem Falle zeigt sich die Selbständigkeit des Protoplasmakörpers einer Zelle bei der Bildung der Schwärmsporen der Algen und mancher Pilze. Hier zieht sich in vielen Fällen, wie bei Stigeoclonium insigne (Fig. 3. *B*, *a*), der mit Zellsaft erfüllte Protoplasmasack einer Zelle zusammen, er lässt das Wasser des Zellsaftes austreten und bildet einen soliden rundlichen Klumpen, der nun durch eine Oeffnung der Zellhaut entweicht und, durch innere Kräfte getrieben, im Wasser umherschwimmt (*C*). Während seines Austritts aus der Zellhaut zeigt der Protoplasmakörper durch seine Bewegungen und Gestaltsveränderungen, dass er weich und

dehnsam ist, aber einmal befreit, nimmt er eine specifisch bestimmte, durch innere Kräfte bedingte Gestalt an. Endlich, meist nach einigen Stunden, kommt die Schwärmspore zur Ruhe; wird sie durch geeignete Mittel getödtet, so zieht sich der Protoplasmakörper zusammen (*E, F, p*) und lässt nun eine feine Zellhaut erkennen, die er bei seinem Austritt und am Anfang des Schwärmens nicht besass. Einmal zur Ruhe gekommen verändert er auch seine Gestalt und nimmt er an Volumen zu, indem sich im Innern flüssiger Zellsaft ansammelt. Die so gebildete Zelle wächst nun in einer der specifischen Natur der Pflanze entsprechenden Weise, in unserem Beispiel vorwiegend in die Länge (Fig. 3. *D* und *H*), worauf weitere Veränderungen (hier z. B. Zelltheilungen) eintreten.

Diese und zahlreiche andere Beispiele zeigen uns, dass der Protoplasmakörper die Zelle bildet; die Zelle, in dem oben definirten Sinne, ist offenbar nur eine weitere Entfaltungsform desselben, die gestaltenden Kräfte gehen von ihm aus. Man hat sich daher gewöhnt, einen derartigen Protoplasmakörper selbst als Zelle zu betrachten und ihn als nackte, hautlose Zelle, primordiale Zelle, zu bezeichnen; er verhält sich zu einer mit Haut und Zellsaft versehenen Zelle etwa so, wie eine Larve zu dem fertigen Insect, welches sich, reicher gegliedert, aus jener entwickelt.

Die Entwicklung einer Schwärmspore, sowie die eines Fucuseies zeigt, was sich übrigens auch für jede andere Zelle bestimmt nachweisen lässt, dass die Substanz, aus der sich die Zellhaut bildet, vorher im Protoplasma in irgend einer unkenntlichen Form enthalten war; die Zellhautbildung muss also aufgefasst werden als eine Trennung vorher im Protoplasma gemengter Stoffe. Ebenso ist das Wasser des Zellsaftes, obgleich von aussen her aufgenommen, doch durch das Protoplasma eingetreten, und indem es sich als Zellsaft in dessen Inneren ansammelt, nimmt es lösliche Stoffe aus diesem auf; insofern erscheint auch die Bildung des Zellsaftes als eine Auseinanderlegung vorher im Protoplasma gemengter Stoffe. Wir werden später sehen, dass auch die Substanz des Zellkerns, wo er vorkommt, ursprünglich im Protoplasma vertheilt war, dass der Kern durch Ansammlung gewisser Protoplasmatheilchen um das Centrum der werdenden Zelle entsteht. So erscheint die mit Haut, Kern und Zellsaft versehene (entwickelte) Zelle als das Resultat einer Differenzirung vorher im Protoplasma gemengter Stofftheilchen. Das Wesentliche ist hierbei, dass diese Differenzirung immer zur Bildung concentrisch gelagerter Schichten führt, deren äussere, die Zellhaut, fest und elastisch, die mittlere, der Protoplasmaschlauch, weich und unelastisch ist. Ist die Zelle wie gewöhnlich anfangs ohne Saftraum, so ist in der Mitte das Protoplasma weicher und wasserreicher, oder es bildet sich hier ein Zellkern, der wenigstens bei jungen Zellen immer wasserreicher sein dürfte, als das umgebende Protoplasma. Tritt endlich der Zellsaft auf, so ist der Innenraum der Zelle mit wirklicher Flüssigkeit erfüllt, in welcher der Kern oft noch, vom Protoplasma umgeben, eine centrale Lage behauptet, oder, wie gewöhnlich, er tritt sammt dem Protoplasma an den Umfang des Saftraumes, er wird wandständig. Indem man früher nur diesen einen, allerdings am häufigsten der Beobachtung sich darbietenden Entwickelungszustand der Zelle ins Auge fasste, wo dieselbe als ein von der Zellwand begrenzter Saftraum erscheint, schien es gerechtfertigt, die Zelle als ein Bläschen zu definiren; es liegt aber auf der Hand, dass dieses Schema auf viele wirkliche Zellen nicht passt, z. B. auf junge Gewebezellen (wie Fig. 1. *A*), von

deren wahren Wesen man doch eine sehr unklare Vorstellung bekommen würde, wenn man sie als Bläschen auffassen wollte. Noch weniger passt der Ausdruck auf den Bau der Schwärmzellen und der Fucuseier.

§ 2. Verschiedenheit der Zellformen. Bei den im vorigen Paragraphen geschilderten Gestaltungen bleibt die Entwickelung der Zellen selten stehen. Gewöhnlich treten in den einzelnen Theilen der Zelle noch weitere Formenveränderungen auf. Das Gesammtvolumen der ganzen Zelle nimmt unter entsprechender Vermehrung des Zellsaftes gewöhnlich längere Zeit hindurch zu; nicht selten steigert es sich auf das Hundert- ja Tausendfache des Volumens, welches die Zelle bei ihrer Entstehung besass. Während dieser Vergrösserung wird gewöhnlich der Umriss, die Gesammtform der ganzen Zelle verändert: war sie anfangs rundlich oder polyedrisch, so kann sie später langgestreckt, fadenförmig, schlauchartig, lang prismatisch oder breit tafelförmig, vielarmig verzweigt erscheinen. Die Zellhaut kann an Dicke sehr bedeutend zunehmen; gewöhnlich ist diese Verdickung ungleichförmig: einzelne Stellen bleiben dünn, an anderen springt die verdickte Zellhaut nach innen oder nach aussen hin vor, es treten bandförmige Erhabenheiten, Stacheln, Buckeln u. s. w. auf. In der Substanz der Zellhaut selbst machen sich Verschiedenheiten geltend, welche dahin streben, ihr eine grössere Festigkeit, Elasticität, Härte, oder umgekehrt mehr Weichheit, Schmiegsamkeit zu ertheilen. — Das Protoplasma kann bei jenen Vorgängen an Masse immer mehr zurücktreten, so dass es schliesslich eine ungemein dünne Haut darstellt, die der Zellwand so dicht anliegt, dass sie erst bei der Zusammenziehung sichtbar wird; es kann nach vollendetem Wachsthum der Zellhaut auch ganz verschwinden. In vielen anderen Fällen aber vermehrt sich das Protoplasma bei der Volumenzunahme der Zelle; es bildet einen dickwandigen Sack, dessen Substanz in beständiger Bewegung begriffen ist, oft durchziehen fadenartige oder bandförmige Protoplasmastränge den Saftraum der Zelle. In den äusserlich grün erscheinenden Zellen sondern sich gewisse Theile des Protoplasma ab und nehmen eine grüne Färbung an: diese Chlorophyllkörper können in Form von Bändern, Sternen, unregelmässigen Klumpen auftreten, gewöhnlich aber bilden sie zahlreiche rundliche Körner, und immer erscheinen die Chlorophyllkörper als Theile des gesammten Protoplasmakörpers einer Zelle. Zuweilen sind dem grünen Farbstoff, der diese Theile des Protoplasma tingirt, anders gefärbte (rothe, blaue oder gelbe) Pigmente beigemengt (Florideen, Oscillatorien, Diatomeen), oder die Chlorophyllkörper nehmen später durch Veränderungen ihres Farbstoffes andere, meist gelbe oder rothe Färbung an. Auch im Zellsaft können Farbstoffe gelöst auftreten. Die anderen, äusserst zahlreichen, in der Zelle entstehenden chemischen Verbindungen sind meist im Zellsaft gelöst; manche derselben nehmen aber bestimmte Formen an, es entstehen Fettkörner, Oeltropfen, häufig echte Krystalle oder krystallähnliche Körper; eine der gewöhnlichsten, mit Ausnahme der Pilze und einiger Algen und Flechten wohl in allen Pflanzen vorkommenden körnigen Verbindungen sind die Stärkekörner, die oft in einer alle anderen Stoffe überwiegenden Menge in den Zellen angehäuft werden.

Die am vollkommensten ausgebildeten Zellen finden sich bei einigen Familien der Algen, den Conjugaten, Siphoneen und Diatomeen. Da hier eine und dieselbe Zelle die Organe aller vegetativen Functionen in sich vereinigt und zugleich eine gewisse Vielseitigkeit in den Lebenserscheinungen auftritt, so gewinnt die ganze Zelle einen hohen Grad der

Differenzirung, die einzelnen Theile, die Zellhaut, der Protoplasmakörper und seine Einschlüsse zeigen eine so mannigfaltige Gliederung, wie sie an den verschiedenen Theilen einer und derselben Zelle gleichzeitig sonst nicht vorkommt. Dazu kommt noch, dass hier oft dieselbe Zelle die verschiedensten Metamorphosen durchzumachen hat, so dass sie neben der mannigfaltigen räumlichen Gliederung auch noch eine Reihenfolge zeitlicher Gestaltveränderungen darbietet. Daher sind diese Algenformen für eine sichere Auffassung des Wesens der Zelle so wichtig geworden (Buch II. Algen). Vor allem sind diese Zellen auch dadurch ausgezeichnet, dass sie, nachdem sie den höchsten Grad der Ausbildung erreicht haben, im Stande sind, sich zu theilen, sich zu vermehren, dass sie endlich eher oder später ihre Zellhaut aufgeben, ihren Protoplasmakörper sammt allen brauchbaren Einschlüssen desselben (Stärke, Oel, Chlorophyll u. s. w.) zusammenziehen, das Zellsaftwasser ausstossen und eher oder später eine neue Zelle bilden.

Uebergehen wir die unzähligen Zwischenformen und wenden wir uns sofort zu dem anderen Extrem, zu denjenigen Pflanzen, wo ein Individuum meist aus Tausenden, ja Millionen von Zellen besteht, wie es bei den Gefässkryptogamen und Phanerogamen der Fall ist, und wo zugleich die verschiedenen Theile des Pflanzenkörpers ganz verschiedene morphologische Ausbildung erfahren und verschiedenen Funktionen zur Erhaltung des Ganzen angepasst sind. Da finden wir denn, dass gewisse Zellen niemals ihre volle Ausbildung erreichen, sie bleiben beständig in dem Jugendzustand, den unsere Fig. 1. *A* darstellt, sie dienen aber dem Ganzen dadurch, dass sie beständig neue Zellen durch Theilung erzeugen, die dann ihrerseits eine weitere Ausbildung erfahren. Solche ausschliesslich der Erzeugung neuer Zellen dienende Zellen findet man an der Spitze jeder Wurzel, jedes Zweiges, zwischen Rinde und Holz der Bäume und Sträucher. Die hier erzeugten Zellen erfahren nun je nach ihrer Lage verschiedene Ausbildung, und zwar meist so, dass ganze schichtenweis oder strangartig angeordnete Complexe dem gleichen Bildungstriebe folgen. Die einen wachsen rasch nach allen Richtungen hin, ihre Wand bleibt dünn, die grösste Masse ihres Protoplasma verwandelt sich in Chlorophyll; sie sind reich an Zellsaft und dienen, wie wir später sehen werden, der Assimilation, d. h. der Erzeugung neuer organischer Substanz, welche aus den Elementen der aufgenommenen Nährstoffe gewonnen wird; an anderen Stellen derselben Pflanze strecken sich die Zellen sehr in die Länge, ihr Querdurchmesser bleibt klein, sie bilden kein Chlorophyll; ein Theil derselben bleibt saftig und dient zur Fortleitung gewisser assimilirter Stoffe; andere Zellen desselben Stranges verdicken schnell ihre Wandungen in mannigfaltiger Weise, ihre Querwände werden aufgelöst, zahlreiche Zellen einer Reihe treten in offene Verbindung, bilden ein langes Rohr (Gefäss), aus welchem das Protoplasma und der Zellsaft verschwindet, sie dienen dann als luftführende Canäle für das Innere der Pflanze. In ihrer Nachbarschaft bilden sich die Holzzellen; sie sind meist faserförmig, lang gestreckt, ihre Wand stark verdickt und die Substanz derselben chemisch verändert (verholzt); sie bilden in ihrer Gesammtheit ein festes Gerüst, welches die übrigen Gewebe stützt, dem Ganzen Festigkeit und Elasticität verleiht und zur raschen Fortleitung des Wassers durch den Pflanzenkörper besonders geeignet ist. Im Gewebe der Knollen, Zwiebeln, Samen bleiben die meisten Zellen dünnwandig, sie füllen sich im Innern mit eiweissartigen Stoffen, Stärke, Fett, Inulin u. s. w., um dieselben später, wenn neue Organe sich bilden, als Material zum Aufbau neuer Zellen herzugeben. So könnten wir noch eine ansehnliche Reihe anderer Gewebeformen anführen, den Kork, die Samenschalen, den Steinkern der Steinfrüchte u. s. w., welche sämmtlich darin übereinstimmen, dass sie durch eine eigenthümliche Ausbildung ihrer Zellwände die nöthige Festigkeit und Stärke erlangen, um als schützende Hüllen zu dienen für die anderen noch entwickelungsfähigen Zellenmassen; bei ihnen verschwindet der Inhalt, sobald die Zellwand jene Eigenschaften angenommen hat, der Zweck also erreicht ist.

Jede der hier genannten Zellformen einer und derselben Pflanze dient also vorwiegend oder ausschliesslich nur einem Zweck; diesem entsprechend ist entweder die Zellhaut oder der Protoplasmakörper (das Chlorophyll), der Zellsaft oder die körnigen Ablagerungen des-

selben einseitig und vorwiegend ausgebildet. Sehr gewöhnlich verlieren diese einseitig ausgebildeten Zellen die Fähigkeit, sich fortzupflanzen, sich durch Theilung zu vermehren; sie gehen, wenn sie ihre Function erfüllt haben, zu Grunde, oder es bleibt von ihnen nur das verholzte Gerüst, die Zellhaut, übrig. Die ganze Pflanze, deren Theile jene Zellen sind, kann als solche dabei fortbestehen, wenn sie an bestimmten Stellen Zellen besitzt, die zu geeigneter Zeit wieder neue Zellencomplexe erzeugen, welche von Neuem geeignet sind, alle jene Functionen zeitweilig zu erfüllen.

§ 3. Entstehung der Zellen[1]. Die Entstehung einer neuen Zelle beginnt mit der Neugestaltung eines Protoplasmakörpers um ein neues Bildungscentrum; das Material dazu wird von schon vorhandenem Protoplasma geliefert; der neu constituirte Protoplasmakörper umkleidet sich eher oder später mit einer Zellhaut. Dies sind die einzigen, allen Neubildungen von Zellen gemeinsamen Vorgänge. — Eine mehr ins Einzelne gehende Darlegung erfordert sofort die Unterscheidung verschiedener Fälle, wenn man nicht zu unrichtigen Verallgemeinerungen geführt werden will, da sich bei der Neubildung von Zellen eine grosse Mannigfaltigkeit geltend macht.

Vor Allem ist zu beachten, dass die Entstehung der Zellen nicht immer auf eine Vermehrung der Zahl der vorhandenen Zellen hinausläuft; vielmehr haben wir in dieser Beziehung drei Typen zu unterscheiden: 1) die Erneuerung oder Verjüngung einer Zelle, d. h. die Bildung einer neuen Zelle aus dem gesammten Protoplasma einer schon vorhandenen Zelle, 2) die Conjugation oder die Verschmelzung von zwei (oder mehr) Protoplasmakörpern zur Bildung einer Zelle, 3) die Vermehrung einer Zelle durch Erzeugung von zwei oder mehr Protoplasmakörpern aus einem. Jeder dieser Typen zeigt mannigfaltige Abänderungen und Uebergänge zu den anderen. Ganz besonders bei der Vermehrung der Zellen tritt eine grosse Mannigfaltigkeit hervor; es sind hier zunächst zwei Fälle zu unterscheiden, je nachdem zur Bildung der neuen Zellen nur ein Theil des Protoplasma der Mutterzelle verwendet wird (freie Zellbildung) oder die Gesammtmasse desselben in die Tochterzellen übergeht (Theilung). Der letzte, bei weitem häufigste Fall zeigt nun wieder Verschiedenheiten, je nachdem die sich abgrenzenden, um neue Centra sich sammelnden Protoplasmamassen sich unter Ausstossung von Wasser zusammenziehen und abrunden oder nicht, je nachdem schon während der Theilung oder erst nach ihrer Vollendung Zellhaut ausgeschieden wird, und je nach dem Auftreten von Zellsaft und Zellkernen.

Im gesammten Lebenslauf der Pflanze vertheilen sich nun die verschiedenen Zellbildungsformen so, dass die Verjüngung, Conjugation, freie Zellenbildung, die Theilung mit Contraction und Abrundung zum Zweck der Fortpflanzung, der Erzeugung neuer Pflanzenindividuen, verwendet werden; während bei dem Wachsthum der Organe, der Volumenvermehrung derselben, insoweit sie überhaupt mit Bildung neuer Zellen verbunden ist, nur Zelltheilungen und fast

1) H. v. Mohl: Vermischte Schriften botanischen Inhalts, Tübingen 1845, p. 67, 84, 362. — Schleiden in Müller's Archiv 1838, p. 137. — Unger, botan. Zeitg. 1844, p. 489. — H. v. Mohl, botan. Zeitg. 1844, p. 273. — Nägeli, Zeitschrift f. wiss. Botanik I, 1844, p. 34, III, IV. 1846, p. 50. — A. Braun: Verjüngung in der Natur, Freiburg 1850, p. 129 ff. — Hofmeister: Vergleichende Untersuchungen über die Embryobildung der Kryptog. und Conif. Leipzig 1851. — De Bary: Untersuchungen über die Familie der Conjugaten, Leipzig 1858. — Nägeli: Pflanzenphysiologische Untersuchungen. Heft. I. — Pringsheim, Jahrb. f. wiss. Botanik. I, 1858, p. 1, 284. II, 1. — Hofmeister: Lehre von der Pflanzenzelle, Leipzig 1867.

ausnahmslos nur Zweitheilungen ohne erhebliche Contraction und Abrundung der Tochterzellen auftreten, der Art, dass die Vermehrung der Zellen wachsender Gewebemassen als eine Fächerung, Fachbildung in den vorhandenen Zellen sich geltend macht. Bei der Bildung der Fortpflanzungszellen wiegt das Streben zur Abrundung und Isolirung vor, bei der dem Wachsthum dienenden Zellbildung werden die sich theilenden Mutterzellen durch Scheidewände gewissermassen zerchnitten, worauf die Tochterzellen ihren Mutterzellen ähnlich werden oder zu beliebigen Formen auswachsen können.

Wir betrachten nun die wichtigeren Formen der Zellbildung an einigen Beispielen genauer.

### A. Bildung der Fortpflanzungszellen.

1) **Zellbildung durch Erneuerung oder Verjüngung einer Zelle.** Ein klares Beispiel giebt uns die Bildung der Schwärmsporen von Stigeoclonium insigne (Fig. 3. § 4): der gesammte Inhalt einer vegetativen Zelle eines Fadens zieht sich zusammen, stosst einen Theil des Zellsaftwassers aus; die Anordnung des differenzirten Protoplasmakörpers wird verändert, die Chlorophyllstreifen verwischen sich; die Gesammtform des Protoplasmakörpers wird eine andere, indem er seine Zellhaut verlässt; der jetzt ovoidische, vorher fast cylindrische Körper zeigt nun ein breites grünes und ein hyalines schmaleres Ende; das letztere wird nach beendigtem Schwärmen zur Basis, das grüne Ende wächst allein weiter, sobald sich die neue Zelle mit einer Zellhaut umkleidet hat. Die Beobachtungen Pringsheim's an Oedogonium zeigen, dass die Wachsthumsrichtung der verjüngten Zelle senkrecht steht auf ihrer ursprünglichen Wachsthumsrichtung vor der Verjüngung, denn das hyaline, später sich anheftende sog. Wurzelende der Schwärmspore bildet sich (Fig. 4. *A*, *E*) an der Seite, nicht am oberen oder unteren Ende des Protoplasmakörpers. Es findet also eine wesentlich andere räumliche Orientirung des ganzen Protoplasmakörpers der Zelle statt, der frühere Querschnitt der Zelle wird jetzt zum Längsschnitt derselben und der daraus hervorgehenden Pflanze. Das Material bleibt, so weit ersichtlich, dasselbe, es findet aber eine neue Anordnung desselben statt; dies ist morphologisch entscheidend, und im Wesentlichen beruht jede Neubildung von Zellen nur auf einer neuen Anordnung bereits vorhandenen Protoplasmas; daher darf und muss die Verjüngung einer Zelle morphologisch als Neubildung einer solchen betrachtet werden.

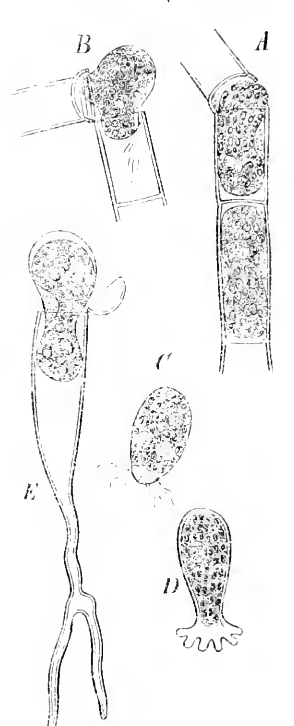
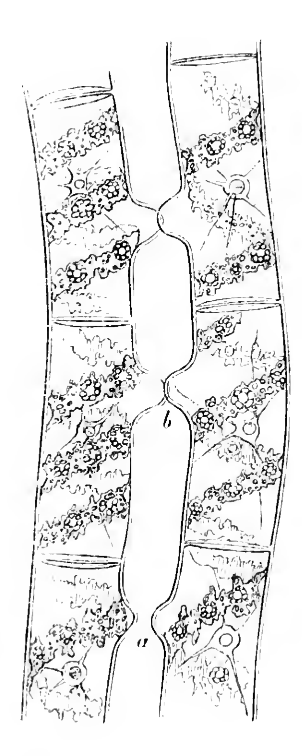



Fig. 4. *A*, *B* Austritt der Schwärmsporen eines Oedogonium, *C* eine solche frei, in Bewegung, *D* dieselbe, nachdem sie sich festgesetzt und die Haftscheide gebildet hat; *E* Austritt des gesammten Protoplasma einer Keimpflanze von Oedogonium in Form einer Schwärmspore (350). Nach Pringsheim: Jahrb. f. wiss. Bot. I. Taf. I.

2) **Zellbildung durch Conjugation.** Die Protoplasmakörper zweier oder mehrerer Zellen verschmelzen zur Bildung eines gemeinschaftlichen Protoplasmakörpers, der sich mit einer Zellhaut umgiebt und eine mit anderen Eigenschaften begabte Zelle darstellt. — Zur Erläuterung dieses Vorgangs, der zahlreiche Variationen zulässt, betrachten wir die Conjugation einer unserer gemeinsten Fadenalgen, der Spirogyra longata (Fig. 5 u. 6). Jeder Faden (Fig. 5) besteht aus einer Reihe unter sich gleichartiger, cylindrischer Zellen, deren jede einen Protoplasmaschlauch enthält; dieser umschliesst eine verhaltnissmassig grosse Menge

von Zellsaft, in dessen Mitte ein Zellkern schwebt, der von einem kleinen Protoplasmaklumpen umhüllt und durch Protoplasmafäden an den Sack angeheftet ist; in letzterem liegt ein Chlorophyllband, welches schraubenförmig gewunden ist und an bestimmten Stellen Stärkekörner enthält. — Die Conjugation findet in diesem Falle immer zwischen den gegenüberliegenden Zellen zweier Fäden statt, welche sich mehr oder weniger parallel neben einander gelegt haben, sie wird vorbereitet dadurch, dass die Zellen seitliche Ausstülpungen wie in Fig. 5 bei *a* treiben; diese wachsen so lange fort, bis sie auf einander treffen (*b*). Darauf contrahirt sich der Protoplasmaschlauch jeder betheiligten Zelle; er löst sich scharf ab von der ihn umgebenden Zellhaut, rundet sich ellipsoidisch und zieht sich unter Ausstossung des Zellsaftwassers immer mehr zusammen. Dies geschieht gleichzeitig in den beiden copulirenden Zellen. Nun öffnet sich die Zellwand zwischen den beiden Ausstülpungen



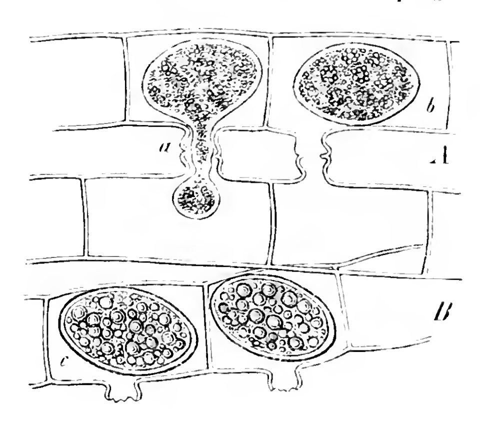




Fig. 5 und 6. Spirogyra longata: Fig. 5. Einige Zellen zweier zur Copulation sich vorbereitender Fäden: sie zeigen die schraubenförmig gewundenen Chlorophyllbänder, in denen an verschiedenen Stellen kranzartige Anordnungen von Stärkekörnern liegen, ausserdem sind kleine Oeltröpfchen in ihnen vertheilt (vergl. § 6); so verhält sich das Chlorophyll nach Einwirkung starken Sonnenscheins; man sieht ausserdem die Zellkerne in den Zellen, deren jeder von Protoplasma umgeben ist, von welchem Stromfäden zur Zellwand hin- und hergehen; *a* und *b* die Aufstülpungen zur Vorbereitung der Conjugation. — Fig. 6. *A* in Conjugation begriffene Zellen; bei *a* schlüpft der Protoplasmakörper der einen Zelle soeben hinüber in die andere Zelle; bei *b* ist dieses geschehen; das Chlorophyllband sammt Stärkekörnern noch theilweise zu erkennen. *B* die jungen Zygosporen mit Haut umkleidet; der Protoplasmakörper enthält zahlreiche Oeltropfen. (550).

Fig. 6 *a*), und einer der beiden ellipsoidischen Protoplasmakörper drängt sich in den so entstandenen Verbindungscanal, er gleitet langsam hinüber in den anderen Zellraum; sowie er den dort liegenden Protoplasmakörper berührt, verschmilzt er mit ihm (Fig. 6. *a*); nach vollendeter Vereinigung (Fig. 6. *b*) ist der vereinigte Körper wieder ellipsoidisch und kaum grösser als einer der beiden, die ihn zusammensetzen, offenbar hat während der Vereinigung noch eine Contraction unter Ausstossung von Wasser stattgefunden. Die Verschmelzung macht den Eindruck, als ob zwei Flüssigkeitstropfen sich vereinigten; das Protoplasma ist aber niemals eine Flüssigkeit im physikalischen Sinne des Worts. Der conjugirte Protoplasmakörper umkleidet sich nun mit einer Zellhaut und bildet eine sog. Zygospore, welche nach mehrmonatlicher Ruhe keimt und einen neuen Zellenfaden erzeugt. — Mit mehr oder minder grossen Abweichungen von diesem Schema erfolgt nun die Conjugation bei einer artenreichen Algengruppe, den Conjugaten, denen die Diatomeen zuzuzählen sind, und bei manchen Pilzen (Abtheilung der Zygomyceten). Bei letzteren treten schon erheblichere Abweichungen auf — Bei Spirogyra nitida kommt es (nach De Bary: Conjugaten p. 6) auch

vor, dass eine Zelle sich mit zwei anderen copulirt und ihre Protoplasmamassen in sich aufnimmt, dann entsteht also eine Zygospore aus drei Zellinhalten. — Bei den Myxomyceten verschmelzen die eigenthümlich beweglichen Schwarmsporen (Myxoamoeben) nach und nach in grosser Zahl und bilden endlich grosse, bewegliche, hautlose Protoplasmakörper, die Plasmodien, die sich erst später in zahlreiche Zellen umwandeln.

In den bisher behandelten Fällen sind die sich vereinigenden Protoplasmakörper gleich gross; der Befruchtungsprocess vieler Kryptogamen weicht nur dadurch ab, dass die beiden verschmelzenden Protoplasmakörper sehr ungleiche Grösse und sonst verschiedene Eigenschaften haben. Wir werden im II. Buch bei der Fortpflanzung der Kryptogamen ausführlich darüber handeln; hier sei vorläufig nur bemerkt, dass die männlichen, beweglichen Befruchtungskörper (Spermatozoiden) der Kryptogamen nackte Protoplasmagebilde sind, denen man den Werth einer Primordialzelle zuerkennt; im weiblichen Organ dieser Pflanzen findet sich eine Zelle, die sich nach aussen öffnet; sie enthält einen Protoplasmakörper, der durch die Spermatozoiden befruchtet wird. In sicher beobachteten Fällen (Oedogonium, Vaucheria) verschmelzen diese mit jenem, worauf erst die Neubildung einer Zelle erfolgt. Hier, wie bei der Conjugation der Conjugaten und mancher Pilze, ist die so durch Verschmelzung entstandene Zelle immer eine Fortpflanzungszelle, mit ihr beginnt die Bildung eines neuen Pflanzenindividuums. Bei der Befruchtung ist einer der beiden Körper sichtlich sehr verschieden vom anderen, man darf annehmen, dass auch bei der Conjugation eine, wenn auch versteckte Differenz der verschmelzenden Zellen besteht.

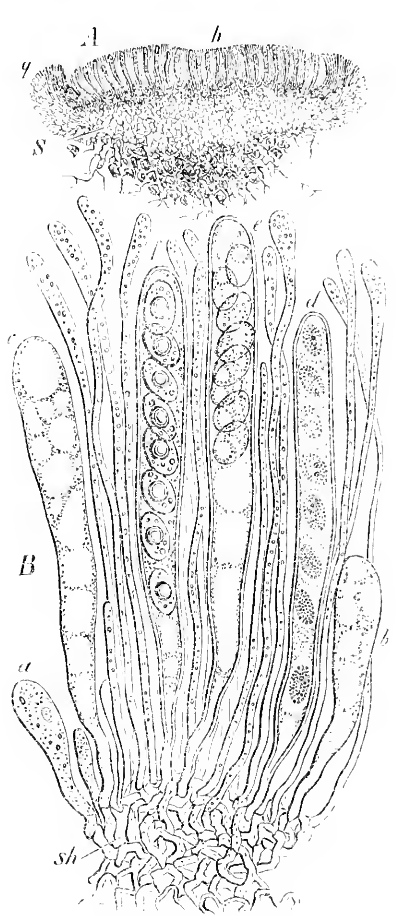



Fig. 7. Peziza convexula; *A* senkrechter Durchschnitt der ganzen Pflanze, etwa 20mal vergröss.; *h* Hymenium, d. h. die Schicht, in welcher die sporenbildenden Schläuche liegen; *s* der Gewebekörper des Pilzes, der am Rande *q* das Hymenium napfartig umhüllt; an der Basis treten aus dem Gewebe *s* feine Fäden hervor, die zwischen Erdkörnchen hinwachsen. — *B* ein kleiner Theil des Hymeniums nach 550maliger Vergr.: *sh* subhymeniale Schicht dicht verflochtener Zellenfäden (Hyphen); *a—f* sporenbildende Schläuche, dazwischen dünnere Schläuche, die Paraphysen, in denen rothe Körnchen liegen.

3) **Freie Zellbildung.** In dem Protoplasmakörper einer Zelle treten neue Bildungsmittelpunkte auf, um jeden derselben sammelt sich ein Theil des Protoplasma und bildet eine Zelle; ein anderer Theil des letzteren bleibt übrig und stellt den noch verbleibenden Protoplasmakörper der Mutterzelle dar, die hier noch mehr oder minder lange Zeit fortlebt. — Die neuen Bildungsmittelpunkte können durch vorausgehendes Erscheinen von Zellkernen angedeutet werden oder nicht. — Gewöhnlich ist die Zahl der so entstehenden Tochterzellen eine ziemlich grosse. Ich wähle als Beispiel zunächst die Sporenbildung eines kleinen Ascomyceten, einer Peziza (Fig. 7). Die schlauchförmigen Mutterzellen der Sporen sind anfangs (bei *a*) dicht mit Protoplasma erfüllt und enthalten je einen kleinen Zellkern. Dieser verschwindet, d. h. seine Substanz vertheilt sich in der des Protoplasma, dieses wird später schaumig, es treten rundliche Safttropfen in ihm auf (bei *b* und *c*). Die Sporenbildung wird dadurch vorbereitet, dass sich das Protoplasma im oberen Theil des Schlauches condensirt,

im unteren schaumig bleibt (siehe *e* und *f*). Der Sporenbildung selbst geht in diesem Falle das Erscheinen von Zellkernen nicht voraus, auch bleiben die Sporen immer ohne einen Kern, dies ist um so lehrreicher, als bei anderen Pezizen (z. B. P. confluens nach De Bary) zunächst Kerne entstehen, um deren jeden sich ein Protoplasmaklumpen sammelt[1], der dann die Spore bildet. Die Sporen entstehen hier zu je 8 in einem Schlauch, innerhalb des oberen, dichten Protoplasmas, d. h. um 8 Puncte sammelt sich je ein Theil des letzteren zu einer ellipsoidischen Masse (*d*); jede solche Ansammlung besteht anfänglich aus grobkörnigem Protoplasma, umgeben von einem hellen Hofe; ein Quantum feinkörnigen Protoplasmas bildet gewissermassen die Grundsubstanz, in der die Sporen eingebettet sind. Später wird jede Spore schärfer begrenzt, der helle Hof verschwindet (bei *e*), ihre Substanz selbst wird feinkörniger, heller, und in einem Brennpunct ihrer Gestalt bildet sich eine Vacuole, d. h. ein durchsichtiger Tropfen Flüssigkeit. Endlich umgiebt sich jede Spore mit einer festen Haut, die Vacuole schwindet und im Centrum tritt ein grosser Tropfen eines stark lichtbrechenden Oels auf, neben zahlreichen kleineren Oeltropfen.

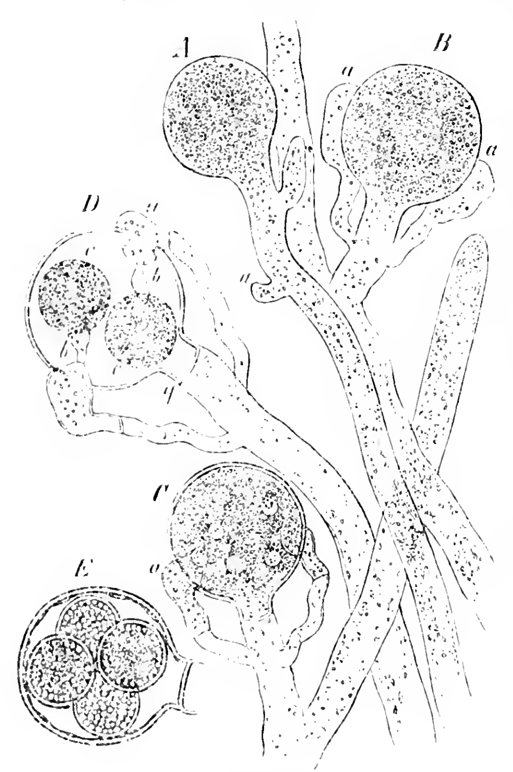



Fig. 8. Oogonien und Antheridien von Achlya lignicola (auf Holz in Wasser wachsend); Entwickelungsfolge nach den Buchstaben *A*—*E*. — *a* das Antheridium, *b* dessen in das Oogonium eindringender Schlauch (550). Vergl. den Text.

**4) Entstehung der Fortpflanzungszellen durch Theilung der Mutterzelle.** In dem Potoplasma einer Zelle treten neue Bildungsmittelpuncte auf, um jeden derselben sammelt sich ein Theil des Protoplasma der Mutterzelle, der sich unter mehr oder minder starker Contraction abrundet, um eine neue Zelle zu bilden: hierbei wird das ganze Protoplasma der Mutterzelle vollständig verbraucht, von dieser bleibt nur die Zellhaut übrig, wenn sie eine solche besitzt, was nicht immer der Fall ist. Besitzt die Mutterzelle einen Zellkern, so löst sich dieser im Protoplasma auf[2], und es treten ebensoviel neue Zellkerne auf[3], als Tochterzellen entstehen.

a) Zellhaut wird erst nach vollendeter Theilung von den bereits isolirten und abgerundeten Tochterzellen ausgeschieden. Ein Beispiel liefert die Bildung der Oosporen von Achlya (Fig. 8). Am Ende einer schlauchförmigen Zelle oder eines Zweiges derselben sammelt sich das Protoplasma, das Schlauchende selbst schwillt

1) Im Embryosack der Phanerogamen bilden sich neue Kerne im Protoplasma, um diese je eine Zelle (vergl. II. Buch, Coniferen, Monocotylen, Dicotylen).

2) Ausnahme bei der Sporenbilung von Anthoceros, wo der Zellkern der Mutterzelle sich nicht löst, bevor 4 neue Kerne gebildet sind.

3) Bei Spirogyra, Mugeotia, Craterospermum treten die neuen Kerne erst während der fortschreitenden Theilung des Protoplasma auf (De Bary: die Familie der Conjugaten, Leipzig 1858).

kugelig an (*A*, *B*) und wird durch eine Querwand (*C*) zur selbständigen Zelle (dem Oogonium). In dem Protoplasma treten zuweilen zellkernartige Gebilde auf (wie in *C*), gewöhnlich aber nicht. Der ganze Protoplasmakörper zerfällt darauf in 2, 3, 4 oder mehr Theile, die sich sehr schnell vollkommen sphärisch abrunden (bei zahlreichen Beobachtungen habe ich niemals eine Mittelform zwischen *C* und *D* gesehen). Die so gebildeten Theile (*e*, *e* in *D*) ziehen sich während ihrer Absonderung sehr stark zusammen, d. h. ihr Protoplasma verdichtet sich unter Ausstossung von Wasser; erst nachdem sie durch Antheridienschläuche (*a*, *b* in *D*) befruchtet worden sind, umhüllen sie sich mit einer Zellhaut.

Diese Form der Zelltheilung hat in ihrem ganzen Verlauf offenbar eine grosse Aehnlichkeit mit der freien Zellbildung, sie unterscheidet sich eben nur durch den Umstand von ihr, dass hier das ganze Protoplasma sich um mehrere Mittelpuncte sammelt. Würde, was wohl auch vorkommt, der ganze Protoplasmakörper sich zusammenziehend nur e i n e Kugel bilden, so hätte man einen der »Erneuerung oder Verjüngung« analogen Fall. Würden sich die Kugeln schon w ä h r e n d ihrer Trennung mit reichlich ausgeschiedenem Zellstoff umhüllen, so würde der Vorgang eine grosse Aehnlichkeit mit der Pollenbildung vieler Dicotylen (s. unten) gewinnen.

Uebrigens kommt (Fig. 9) bei derselben Pflanze eine Variation dieses Theilungsvorganges vor, wenn sie ihre Schwärmsporen bildet; hier zerfällt das Protoplasma im keulig angeschwollenen Ende eines Schlauches in sehr zahlreiche kleine Portionen (*A*), die erst nach ihrem Austritt aus dem Sporangium (*B*) sich völlig abrunden (*a*) und mit einer dünnen Haut umgeben, welche sie kurz darauf verlassen (*b*), um sich schwärmend zu entfernen (*c*).

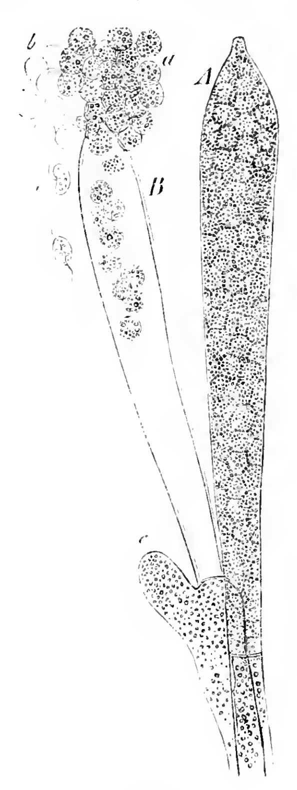


Fig. 9. Zoosporangien einer Achlya (550): *A* noch geschlossen, *B* die Zoosporen entlassend, unter ihm eine seitliche Sprossung *e*; *a* die eben ausgetretenen Zoosporen, *b* zurückgelassene Häute der bereits ausgeschwärmten, *c* schwärmende Zoosporen.

Die Sporenbildung der Moose, Gefässkryptogamen und die Pollenbildung der Phanerogamen findet überall durch Theilung der Mutterzellen in 4 Theile statt, entweder durch wiederholte Zweitheilung oder simultan. Das ist der gemeinsame Charakter dieser auch sonst morphologisch verwandten Bildungen. Bezüglich der Einzelheiten des Theilungsvorgangs treten aber mancherlei Abweichungen hervor: bei den Laubmoosen, z. B. Funaria hygrometrica (vergl. II. Buch) erfolgt die Sporenbildung in der Mutterzelle wesentlich nach dem Schema, welches wir hier betrachten: der Protoplasmakörper der Mutterzelle zerfällt in vier sich rasch abrundende und contrahirende Klumpen, die erst nach völliger Trennung sich mit Zellhaut umgeben; dann liegen also 4 kleine Zellen in der Haut der Mutterzelle eingeschachtelt, ähnlich wie die Oosporen der Achlya im Oosporangium, die Mutterzelle wird in diesem Falle aber bald aufgelöst.

Nach demselben Typus bilden sich auch die Sporen der Equisetaceen, nur liegen die neuerzeugten 4 Schwesterzellen (bei E. limosum) hier nicht in einer Zellhautblase, da die Mutterzelle überhaupt keine Zellhaut vor der Theilung bildet. Wir betrachten diesen Fall noch etwas näher, da er uns das Verhalten des Zellkernes bei der Theilung klar vorführt, und da auch die übrigen Verhältnisse hier ungemein deutlich sind. — Zu einer gewissen Zeit schwimmen die Sporenmutterzellen in der die Höhlung des Sporangiums erfüllenden Flüssigkeit; sie bilden ihrer Entstehung entsprechend Gruppen von 4 oder 2 Schwesterzellen (*a* und *b*). Jede Mutterzelle besteht anfangs aus einem grossen kugeligen Kern sammt

Kernkörperchen umgeben von feinkörnig trübem Protoplasma, welches aussen scharf begrenzt, aber ohne Zellhaut ist. Verdünnte alkoholische Jodlösung und andere contrahirende Mittel zeigen dies aufs Bestimmteste; bei der Zusammenziehung des Protoplasmakörpers der Mutterzelle in allen Zuständen der Theilung wird keine noch so feine Zellhaut sichtbar. — Die erste Vorbereitung zur Theilung der Mutterzelle zeigt sich in der Aufhellung des Protoplasma (*b*) unter Ansammlung einer Gruppe von grünlich gelben Körnchen auf der Seite des Kerns, die der Schwesterzelle zunächst liegt; darauf verschwindet der Zellkern und die genannten Körnchen ordnen sich zu einer Scheibe, welche durch den Mittelpunct der sphärisch abgerundeten Mutterzelle gelegt ist (*c*), hierbei wird das Protoplasma völlig körnchenfrei, durchsichtig wie ein Oeltropfen: bald aber tritt rechts und links von der Körnerscheibe wieder eine Trübung ein (*d*); feine Körnchen entstehen an beiden Polen der Mutterzelle und verbreiten sich immer mehr, bis endlich rechts und links nur noch ein heller ellipsoidischer Raum frei bleibt (*e*); diese körnchenfreien Stellen sind zwei Zellkerne; die Körnerplatte beginnt sich zu verschieben: die beiden grossen ellipsoidischen Kerne verschwinden wieder, und statt ihrer treten, nach den Ecken eines Tetraeders geordnet, vier kleinere auf (*f*), deren jeder auf der den Nachbarn zugekehrten Seite von einem Theil der grünlichgelben Körnchen umgeben ist, die vorher die Körnerplatte bildeten. Der optische Durchschnitt zeigt bald Linien, welche die innen beginnende Trennung der vier Protoplasmaportionen andeuten (*f*); diese schreitet nach aussen vor, während die Tochterzellen sich kugelig abrunden und in ihren Kernen je ein Kernkörperchen entsteht. Endlich sind die jungen Sporen völlig isolirt (*i*), sie adhäriren nur noch an einander. — Hier wie in sehr vielen anderen Fällen der Tetradenbildung wird diese durch eine wenigstens angedeutete Zweitheilung (*e*) vorbereitet, die Mutterzelle schreitet aber, noch bevor diese erste Theilung sich vollendet, zur Viertheilung. — Die soeben getrennten jungen Sporen sind noch nackt, sie umhüllen sich aber bald mit einer Zellhaut, deren besondere Entwickelungsgeschichte wir am geeigneten Ort betrachten werden (II. Buch: Equiseten).

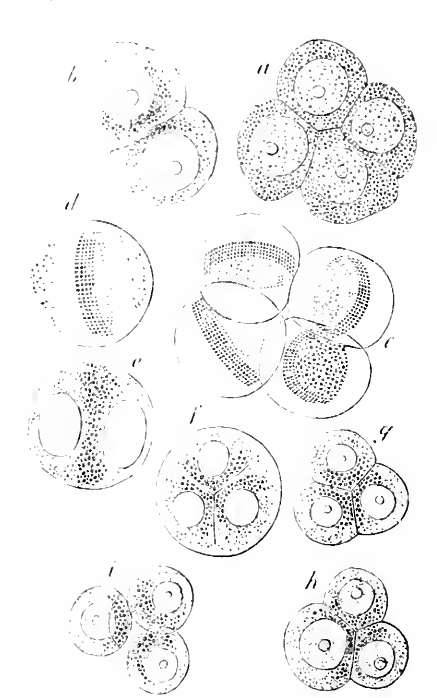



Fig. 10. Sporenbildung von Equisetum limosum nach 550facher Vergr.: *a* Gruppe von 4, *b* von 2 Mutterzellen; *c* und *d* Mutterzellen in Vorbereitung zur Zweitheilung, *e* eine mit 2 Kernen; *f*, *g*, *i* Theilung in 4 Sporen; *h* abnorme Bildung dreier Sporen aus einer Mutterzelle.

b) Die sich contrahirenden und abrundenden Tochterzellen scheiden schon während ihrer Trennung Zellstoff aus; da hier die Mutterzelle schon mit Zellstoff umkleidet ist, so macht der Vorgang oft den Eindruck, als ob die Zellhaut der Mutterzelle, an bestimmten Stellen leistenförmig nach innen wachsend, den Protoplasmakörper einschnürte und ihn endlich zertheilte.

Die klarsten Beispiele für diesen Fall finden sich bei der Pollenbildung vieler Dicotylen. Fig. 11 zeigt diesen Vorgang bei Tropaeolum minus. Bei *a* und *b* sind in dem Protoplasma der an 2 Seiten besonders stark verdickten Mutterzelle bereits 4 Kerne aufgetreten, nach den Ecken eines Tetraeders geordnet (diese Anordnung ist häufig, jedoch nicht ausnahmslos), das Protoplasma macht an frischen Exemplaren den Eindruck, als ob es schon in 4 rundliche Klumpen getheilt wäre; durch Contraction in alkoholischer Jodlösung (*f*, *g*, *h*, *k*)

erkennt man aber, dass diese noch zusammenhängen und dass die Zellhaut in die Einkerbungen in Form scharfkantiger Leisten hineinragt. Die von aussen nach innen fortschreitende Theilung der sich zugleich contrahirenden und abrundenden Protoplasmamassen wird noch deutlicher, wenn man sie durch Druck (*b'*, *f'*) oder durch Auflösung der Zellhaut in Schwefelsäure befreit; sie erscheinen dann als vierlappige Körper. Die Trennung schreitet endlich so weit fort, dass die 4 Lappen aus einander fallen, da aber die Zellhautbildung gleichzeitig fortschreitet, so liegen diese nun, jeder in einer von Zellhaut umschlossenen Kammer (*e*). Später bildet nun jeder Protoplasmakörper (junges Pollenkorn) eine neue Haut um sich, die gemeinsame dicke Zellhaut wird aufgelöst, und so werden die 4 Pollenkörner frei.

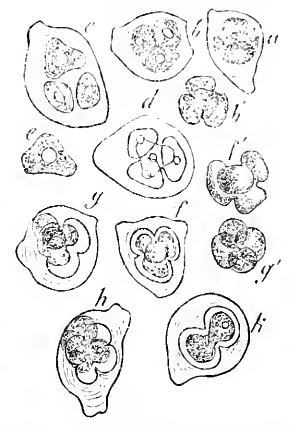



Fig. 11. Tropaeolum minus, Pollenbildung, nach 550maliger Vergr. kleiner dargestellt.

c) Sonderung der Tochterzellen durch die in der Mutterzelle simultan auftretende Scheidewand; nachträgliche Abrundung der Tochterzellen. Diese Form der Bildung von Fortpflanzungszellen nähert sich der gewöhnlichen Zweitheilung wachsender Gewebezellen.

Sehr deutlich kann dieser Modus der Zellbildung bei der Pollenbildung mancher Monocotylen beobachtet werden. Fig. 12 zeigt den Vorgang bei Funkia ovata. In *I* hat sich der Protoplasmainhalt der Mutterzelle (nach dem Verschwinden ihres Zellkerns) bereits getheilt; um 2 Kerne, welche in den Brennpunkten der ungefähr ellipsoidischen Gestalt der Mutterzelle liegen, hat sich das Protoplasma so gesammelt, dass eine helle Grenzebene die Trennung senkrecht auf der Verbindungslinie der Zellkerne anzeigt. Der nächste zu beobachtende Zustand ist immer der in Figur *II* repräsentirte, wo eine Zellhautlamelle die Mutterzelle ganz durchschneidet, sie liegt in der schon bei *I* angedeuteten helleren Grenzebene. Die Stelle, wo Mutterzellhaut und Scheidewand zusammentreffen, verdickt sich bald stärker, die beiden Tochterzellen runden sich hier noch ab. Die beiden Zellkerne in *II* sind länglich, der Form ihrer Zellen entsprechend; sie lösen sich bald auf, (*III*) und an ihrer Stelle treten sofort 2 neue Kerne in jeder Theilzelle auf (*IV*), deren Stellung wieder den Brennpuncten der ellipsoidischen Tochterzellen entspricht. Zuweilen unterbleibt diese Vorbereitung zur Theilung in einer der beiden Zellen (*V*). Zwischen je zwei tertiären Kernen tritt nun wieder plötzlich eine Scheidewand auf (*VI*). Erst jetzt bildet sich der Zellkern jedes jungen Pollenkorns weiter aus, er wird hell und lässt nun ein Kernkörperchen erkennen. Mit der Pollenbildung der Dicotylen stimmt der weitere Vorgang insofern überein, als die gemeinsame Zellhaut sich erweicht (zuerst im Inneren [*x* bei *VII*]), endlich auflöst, während um jede Theilzelle eine neue festere Haut sich bildet.

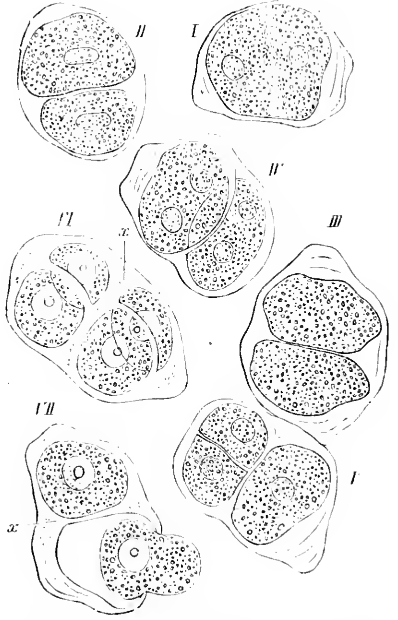



Fig. 12. Funkia ovata. Pollenbildung nach 550mal. Vergr. (S. d. Text.) Bei *VII* ist die eine Tochterzellhaut durch Einsaugung von Wasser geplatzt, der Protoplasmakörper derselben drängt sich durch den Riss heraus und bleibt vor diesem, sphärisch abgerundet, liegen.

In diesem Fall gelang es mir nicht, die beiden Hälften des Protoplasmakörpers (*I*) durch

Contraction zu trennen[1]; bei der Pollenbildung von Canna aber gelingt dies, selbst dann noch, wenn die zweite Theilung schon eingetreten ist; man sieht dann 4 Protoplasmaklumpen völlig getrennt; sie sind nicht gerundet, sondern so geformt, als ob man durch zwei Schnitte den Körper der Mutterzelle getheilt hätte; die Scheidewände erscheinen dann plötzlich zwischen diesen Primordialzellen.

Die vier Kammern, in welche bei den unter b) und c) beschriebenen Vorgängen die Mutterzelle getheilt wird, bezeichnete man früher als Specialmutterzellen der Pollenkörner, die sich darin bilden. Der Ausdruck ist jedoch insofern unrichtig, als die vier Protoplasmaklumpen selbst die eigentlichen Zellkörper sind, die sich später mit neuen Häuten umkleiden; wollte man diese Inhalte der Kammern also als Specialmutterzellen bezeichnen, so wären diese mit den Tochterzellen, d. h. den Pollenkörnern selbst identisch; will man dagegen die Wände, welche die Kammern umgeben, mit jenem Namen belegen, so ist zu beachten, dass blosse Wände keine Zellen im Sinne der jetzigen Zellentheorie sind. Der Ausdruck Specialmutterzelle ist hier wie überall entbehrlich.

d) Zellenbildung durch Sprossung und Abschnürung. Gewisse Fortpflanzungszellen der Pilze, die sog. Conidien, Stilosporen und Basidiosporen, entstehen häufig in der Weise, dass aus einer Mutterzelle zunächst kleine warzenförmige Ausstülpungen hervortreten, die sich sodann am freien Ende aufblähen und abrunden. Die so gebildete Tochterzelle hängt anfangs noch durch die Basis des ausgestülpten Theils mit der Mutterzelle zusammen, die Inhalte beider sind durch einen engen, dieses Stielchen durchsetzenden Canal verbunden. In letzterem tritt endlich eine Querwand auf, die sich in zwei Lamellen spaltet und so die Trennung der Spore von ihrer Mutterzelle bewirkt. Die Bildung derartiger Sporen wird also durch Sprossung (Zweigbildung) eingeleitet, durch Quertheilung vollendet, der ganze Vorgang mag als Abschnürung bezeichnet werden. In ihrer typischen Form tritt sie bei der Vermehrung der (einzeln lebenden) Hefezellen auf. — Der warzenförmige Auswuchs, der auch nach und nach mehrere Sporen durch Abschnürung bilden kann, heisst Sterigma; bildet die Mutterzelle mehrere Sterigmen, so wird sie als Basidium bezeichnet (Basidiomyceten). Die Zellbildung durch Abschnürung geht in die gewöhnliche Zelltheilung über, wenn der ausgestülpte Theil weit ist, die Tochterzelle also mit breiter Basis und breiter Theilungswand der Mutterzelle aufsitzt, wie bei der Verzweigung von Cladophora; oder anderseits, wenn das Endstück eines Zellschlauches durch Querwände abgegliedert wird und die Glieder sich abrunden und abfallen, wie bei der Sporenbildung mancher Pilze (Cystopus, Aecidium).

## B. Zellbildung in wachsenden Organen; vegetative Zellbildung.

Sie wird immer durch Theilung, fast ausnahmslos durch Zweitheilung der Mutterzellen vermittelt; Contraction und Abrundung des sich theilenden Protoplasmakörpers findet nicht oder in ganz unerheblichem Grade statt: die beiden Tochterzellen füllen die Mutterzelle ohne Lücke aus.

1) Die Scheidewand entsteht succedan; indem sich der Protoplasmaschlauch der Mutterzelle in Form einer Ringfalte einschnürt, entsteht in dieser ein Zellstoffring, der sich endlich zu einer vollständigen Querwand ausbildet.

Ein klares und mehrfach studirtes Beispiel bieten die dickeren Formen der Gattung Spirogyra[2]. Um hier die Theilungen zu beobachten, ist es nöthig, kräftig vegetirende Fäden

1) Der feste Zusammenhang der beiden Tochterzellen vor der Bildung der Scheidewand kommt auch anderwärts vor, z. B. bei Oedogonium (s. Hofmeister l. c. p. 84 und 162). Die vorläufige Andeutung der Scheidewand durch Auftreten einer Körnerplatte in der Grenzfläche ist nicht allgemein, wie die Pollenbildung von Funkia und die Sporenbildung von Funaria zeigt (vergl. Hofmeister l. c. Fig. 20).

2) Dieser Fall war unter allen Zellbildungsvorgängen der zuerst genau beobachtete; H. v. Mohl hat ihn bei Conferva glomerata 1835 zuerst beschrieben. H. v. Mohl: vermischte Schriften bot. Inhalts. Tübingen 1845.

nach Mitternacht in sehr verdünnten Alkohol zu legen, um sie später zu beobachten, da die Theilungen nur Nachts stattfinden. Fig. 13 zeigt eine lebende Zelle eines Fadens von Sp. longata am Tage; *B* bis *E* ihre Theilungszustände in der Nacht, die Protoplasmaschläuche der Zellen sind durch das tödtende Reagens contrahirt.

*B* und *C* zeigen bei *q* und *q'* die Einfaltung des Protoplasmaschlauches und die in diese hineinwachsende Ringleiste von Zellstoff. Indem die Einfaltung immer mehr vorrückt, thut es auch die Zellstofflamelle, endlich schliesst sich der Canal, die ringförmige Lamelle wird zur Scheibe; sie liegt jetzt zwischen den beiden neuen völlig geschlossenen Protoplasmasäcken als Scheidewand. — Zuweilen schreitet die Einfaltung des Protoplasmakörpers weit fort, ja sie vollendet sich bis zur Trennung in 2 Säcke, bevor die Zellstoffscheidewand sich zu bilden beginnt (in *D* und *E* bei *q''* und *q'''*), eine Abnormität, welche deutlich zeigt, dass nicht etwa die Zellstoffleiste den Sack einfaltet, sondern dass dieser durch einen ihm eigenen Wachsthumsvorgang sich einschnürt, und dass dies von der Zellhautbildung unabhängig geschieht. — Das Verhalten des Zellkerns, wie überhaupt die Anordnung der Protoplasmatheile während der Theilung zeigt hier manches Abweichende von anderen ähnlichen Vorgängen; nur das Eine sei hervorgehoben, dass die Bildung zweier Zellkerne und die Stellung derselben in die Mitte der neu zu bildenden Zellen hier nicht der Theilung vorausgeht, sondern mit ihr fortschreitet. Erst bei beginnender Einfaltung, die im Umkreis des centralen Zellkerns stattfindet, bemerkt man in dem centralen Protoplasmaklumpen zwei Zellkerne; diese rücken, jeder von Protoplasma umgeben, langsam aus einander, während die Einfaltung fortschreitet, so dass mit vollendeter Theilung die Kerne ungefähr die Mittelpuncte ihrer Zellen erreichen.

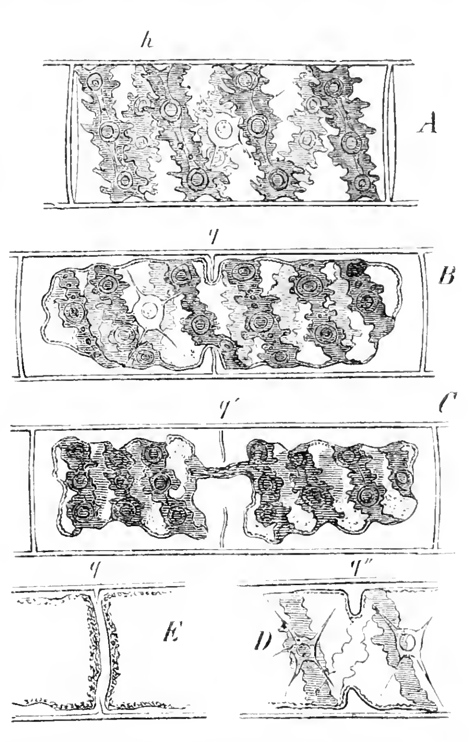


Fig. 13. Spirogyra longata (550). *A* eine Zelle im lebenden Zustand; *B*, *C* während der Theilung Nachts in verdünnten Alkohol gelegte Zellen; *D*—*E* mittlere Theile in Theilung begriffener Zellen.

2) Die Scheidewand entsteht simultan, d. h. sobald sie überhaupt sichtbar wird, erscheint sie als eine quer durch den ganzen Raum der Mutterzelle ausgespannte dünne Zellstoffhaut; in den so gebildeten beiden Fächern der Mutterzelle liegen die beiden Protoplasmakörper der Tochterzellen. Diese Form der Zelltheilung ist bei der Gewebebildung, zumal höherer Pflanzen allgemein, vielleicht sogar ausnahmslos. — Unmittelbar vor der Entstehung der simultanen Scheidewand ist der Protoplasmakörper der Mutterzelle in zwei Theile getheilt, die mit den Trennungsflächen einander dicht anliegen; zwischen diesen Trennungsflächen erfolgt die Bildung der neuen Wand an allen Puncten gleichzeitig. Zuweilen gelingt es, durch Zusatz contrahirender Reagentien (alkoholische Jodlösung z. B.) die Protoplasmakörper beider Tochterzellen gerade in dem Moment zur Contraction zu bringen, wo sie zwar schon völlig getrennt sind, die Scheidewand zwischen ihnen aber noch nicht gebildet ist, so z. B. im jungen Antheridium der Characeen Fig. 14. *B*. — Gewöhnlich aber erfolgt die Bildung der Scheidewand nach dem Auftreten zweier Kerne so rapid, dass es selten gelingt, den Moment zur Anschauung zu bringen, wo die Theilzellen bereits geson-

dert, aber noch nicht durch eine Scheidewand getrennt sind. Bei der Untersuchung der Vegetationspuncte von Wurzeln und Stengeln sieht man mit einem Blick Hunderte von Zellen, die sämmtlich in Theilung begriffen sind; dennoch gelang es selten, den fraglichen Zustand zu sehen; es zeigt dies aber zugleich, dass die Scheidewand in diesen Fällen immer gleichzeitig auf der ganzen Grenzfläche entsteht; wüchse sie von aussen nach innen, so müsste man dies bei der Leichtigkeit, womit hier alle Entwicklungsstufen zur Anschauung kommen, wirklich sehen, man müsste hin und wieder halbfertige Scheidewände auffinden. So ist es auch bei den ersten Zelltheilungen der Embryonen im Embryosack; hier sind die Verhältnisse besonders günstig, aber auch hier ist gewöhnlich das nächste Stadium, welches nach Bildung zweier Kerne (Fig. 15. *I*) zur Anschauung kommt, die Gegenwart einer vollständigen dünnen Scheidewand (*II*); doch gelang es mir bei Allium Cepa, einen Embryo wie Fig. *III* in Jodjodkalium so zu zerdrücken, dass man deutlich sah, die jüngeren Theilzellen seien, wenn auch scharf abgegrenzt, noch nicht durch eine Scheidewand getrennt.

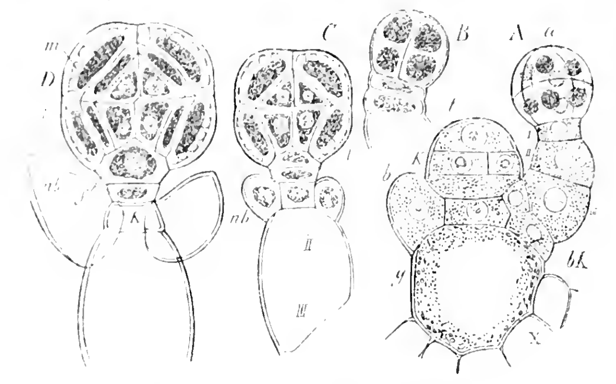



Fig. 14. Entstehung des Antheridiums von Nitella flexilis. (Vergl. II. Buch.)

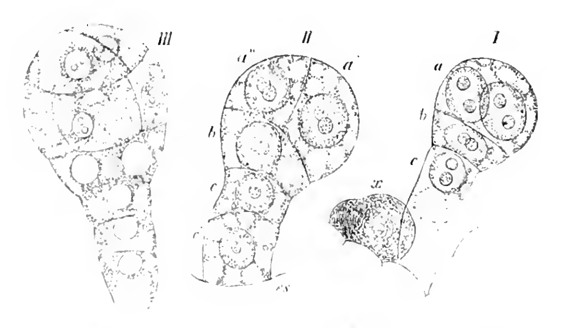



Fig. 15. Embryonen im Embryosack von Allium Cepa; die Zellen enthalten sehr grosse Zellkerne mit je zwei Kernkörperchen. Bei *I* enthält die kugelige Scheitelzelle zwei Kerne (in *a*); bei *II* hat sie sich bereits getheilt (*a* ist in *a'* und *a''* zerfallen), ebenso ist die Zelle *c* (*I*) in *c* und *c'* bei *II* zerfallen.

**Das Verhalten des Kerns bei der Theilung der Gewebezellen** ist noch nicht genügend bekannt. — Wo die Zelltheilung mit Contraction und Abrundung der neu entstehenden Protoplasmaportionen verbunden ist, wie bei der Entstehung der Sporen und Pollenkörner, da ist es Regel, dass die neuen Kerne in den Mittelpunkten der künftigen Tochterzellen sichtbar werden, sei es nun, dass wie gewöhnlich der Kern der Mutterzelle vorher verschwunden ist, oder dass er unterdessen persistirt, wie bei der Sporenbildung von Anthoceros (p. 14—16). Von diesen, einer deutlichen Beobachtung zugänglichen Fällen ausgehend, war man bisher der Meinung, dass auch bei der Zweitheilung der Gewebezellen vegetativer Organe der Kern der Mutterzelle sich in Protoplasma auflöst, und dass in diesem zwei neue Kerne in den Centren der zu bildenden Theilzellen auftreten. Schon die Zweitheilung der Spirogyrazellen (p. 17) entspricht jedoch dieser Annahme insofern nicht, als die beiden neuen Kerne erst während der Einfaltung des Protoplasmaschlauches langsam aus einander rücken; ob sie nach Auflösung des Mutterkerns sich neu bilden oder durch Theilung desselben entstehen, ist noch ungewiss. Nach neueren Untersuchungen Hanstein's[1]) geht der Zweitheilung der Markparenchymzellen der Dicotylen (z. B. Sambucus, Helianthus, Lysimachia, Polygonum, Silene) wirklich die Theilung des

1) Sitzungsber. der niederrh. Gesellsch. in Bonn, 19. Dec. 1870, p. 230.

Mutterkerns voraus: ein den letzteren enthaltender Protoplasmaklumpen legt sich in die Mitte der Mutterzelle. Schon vor der Zelltheilung erblickt man im Kern mindestens zwei Kernkörperchen, und bald darauf theilt eine zarte Linie den Kern in zwei Hälften; »sogleich nachher oder zugleich zeigt die ganze Plasmaschicht, die ihn umgiebt, eine freie durchgehende Spaltungsfläche, in der darauf allmählich die neue Cellulosewand entsteht«. Die Kerne der beiden Schwesterzellen liegen also unmittelbar nach ihrer Entstehung an der neuen Theilungswand, doch pflegen sie diesen Ort bald zu verlassen; sehr häufig bewegen sie sich nach entgegengesetzten Richtungen an der Wand hin, bis sie an den ihrem Entstehungsort gegenüberliegenden Stellen ankommen, wo sie nun an den älteren Querwänden zunächst in (vorübergehende) Ruhe kommen; es liegen daher, da diese Parenchymzellen sich in regelmässiger Reihenfolge zu theilen pflegen, je zwei neu entstandene Kerne verschiedenen Ursprungs beiderseits an einer älteren Querwand einander gegenüber.

Ob diese Vorgänge auch im Urparenchym derselben Pflanzen stattfinden, und ob sie vielleicht bei allen Gewebepflanzen vorkommen, darüber hat sich Hanstein bisher nicht bestimmt ausgesprochen. Dass übrigens das von Hanstein beobachtete Verhalten der Kerne nicht ganz allgemein ist, zeigen schon die Theilungsvorgänge in den Antheridien der Charen (Fig. 14) und im Embryo von Allium Cepa (Fig. 15). Eine noch auffallendere Ausnahme aber bilden diejenigen Fälle, wo der Kern der Mutterzelle vor der Theilung verschwindet (sich auflöst) ohne dass zunächst zwei neue Kerne auftreten, die vielmehr erst nach vollendeter Bildung der Scheidewand in den Tochterzellen später zum Vorschein kommen, wie in den Schliesszellen der Spaltöffnungen von Hyacinthus und nach Prantl auch bei denen von Iris pumila.

§ 4. **Die Zellhaut**[1]). Die Substanz der Zellhaut wird aus dem Protoplasma ausgeschieden; in welcher Form sie in diesem letzteren unmittelbar vor der Ausscheidung enthalten, ist noch nicht mit Gewissheit bekannt; jedenfalls tritt sie als Lösung aus, um an der Oberfläche zunächst zu einem dünnen Häutchen sich zu organisiren. Die der Zellhautbildung fähige Substanz besteht immer aus einem Gemenge von Wasser, Cellulose und unverbrennlichen Stoffen (Aschenbestandtheilen), kann aber später weitere chemische Veränderungen erfahren.

Durch fortgesetzte Ausscheidung zellhautbildender Substanz aus dem Protoplasma und Einlagerung derselben zwischen die Moleküle der bereits vorhandenen Haut wächst diese so, dass einerseits ihre Oberfläche, andererseits ihre Dicke vergrössert wird. Die Art und Weise beider Wachsthumsvorgänge ist von der specifischen Natur der Zelle, von der Aufgabe, welche dieselbe im Leben der Pflanze zu erfüllen hat, abhängig, sie variirt daher fast ins Unendliche. Gewöhnlich überwiegt anfangs das Flächenwachsthum, später das Dickenwachsthum. Weder das Flächen- noch das Dickenwachsthum sind an allen Puncten einer Zellhaut gleichartig, daher verändert jede Zelle, indem sie wächst, auch ihre Gestalt; auch erfolgt das Wachsthum einer Zellhaut nur so lange, als sie auf ihrer inneren Seite von dem Protoplasma unmittelbar berührt wird.

Die Ungleichförmigkeit des Flächenwachsthums an verschiedenen Stellen ihrer Oberfläche bewirkt, dass Zellen, welche anfangs z. B. kugelig, ovoidisch oder polyedrisch sind, später cylindrisch, conisch, schlauchartig, tafelförmig, von Wellenflächen begrenzt u. s. w. erscheinen. Die Ungleichförmigkeit des

1) H. v. Mohl: vermischte Schriften botanischen Inhalts- Tübingen 1845 (zahlreiche Abhandlungen). — Schacht: Lehrbuch der Anat. und Phys. der Gewächse. 1856. — Nägeli: Sitzungsber. der Münchener Akademie 1864. Mai und Juli. — Hofmeister: die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig 1867. — Ferner zahlreiche Abhandlungen in der botan. Zeitung.

Dickenwachsthums bewirkt eine gewöhnlich sehr charakteristische Sculptur der Oberfläche. Die verdickten Stellen können nach aussen oder nach innen vorspringen. Jenes geschieht gewöhnlich an den frei liegenden Zellhautflächen, dieses an den Scheidewänden benachbarter Zellen. Die nach aussen vorspringenden Verdickungsmassen können in Form von Knoten, Buckeln, Stacheln, Leisten auftreten; viel mannigfaltiger sind die nach innen vorspringenden: nur selten treten hier zapfenartige Protuberanzen auf, viel häufiger sind ringförmige Leisten, schraubig gewundene Bänder; diese letzteren können netzartig verbunden sein, so dass polygonale dünne Zwischenräume übrig bleiben; oder die Verdickungsflächen verbreitern sich, und die dünnen Stellen erscheinen dann in der dicken Haut als Spalten, rundliche Tüpfel; ist die Haut sehr dick, so werden die letzteren zu Canälen, welche die Haut ganz oder theilweise durchsetzen; nicht selten wird die dünne Hautstelle, welche einen solchen Canal nach aussen anfangs schliesst, später aufgelöst, die Zellhaut ist dann durchlöchert; da bei gewebeartig verbundenen benachbarten Zellen die Scheidewand auf beiden Seiten gewöhnlich gleichartig sich verdickt, so treffen Tüpfel und Tüpfelcanäle beider Seiten auf einander, und wird die dazwischen liegende dünne Hautstelle aufgelöst, so entsteht ein beide Zellräume verbindender Canal (gehöfte Tüpfel, durchbrochene Querwand der Gefässzellen).

Während des Flächen- und Dickenwachsthums der Haut durch Einlagerung neuer Substanz in tangentialer und radialer Richtung, zwischen die schon vorhandenen Moleküle derselben, macht sich gewöhnlich eine feinere innere Structur bemerklich, die man als Schichtung und Streifung bezeichnet. Beide sind der Ausdruck einer verschiedenen regelmässig wechselnden Vertheilung von Wasser und fester Substanz in der Zellhaut; an jedem sichtbaren Puncte findet sich Wasser mit Zellstoff vereinigt, aber in verschiedenem quantitativem Verhältniss: es wechseln wasserärmere und wasserreichere, dichtere und minder dichte Stellen. So lässt sich an jeder hinreichend dicken Zellhaut ein System concentrischer Schichten sichtbar machen, von denen die äusserste und innerste immer dichter ist, dazwischen wechseln wasserreiche mit wasserarmen Schichten. Die Schichtung ist auf dem Quer- und Längsschnitt der Haut sichtbar, die Streifung auch auf der Flächenansicht, und auf dieser gewöhnlich am deutlichsten; doch ist die Streifung überhaupt gewöhnlich schwieriger zu sehen als die Schichtung: sie besteht in dem Vorhandensein von abwechselnden dichteren und weicheren Lamellen der Zellhaut, welche deren Oberfläche unter irgend einem Winkel schneiden. Meist lassen sich zwei solcher Lamellensysteme, die sich gegenseitig schneiden, erkennen. Es sind also im Ganzen dreierlei Schichtungen an einer Haut vorhanden, eine concentrische und zwei senkrecht oder schief zur Oberfläche, die sich schneiden, sich gegenseitig durchsetzen, wie die Blätterdurchgänge eines nach drei Richtungen spaltbaren Krystalls (Nägeli); so wie diese Spaltbarkeit nach verschiedenen Richtungen, so ist auch bald die Schichtung, bald die Streifung nach dieser oder jener Richtung deutlicher ausgebildet.

Unabhängig von dieser inneren Structur treten chemische Metamorphosen der Zellhaut auf, welche niemals gleichförmig die ganze Masse treffen, sondern gewöhnlich die verdickte Haut in concentrische Schalen eintheilen, die unter einander chemisch und physikalisch verschieden sind. Diese chemischen Differenzirungen, die immer mit einer Veränderung der physikalischen Eigenschaften ver-

bunden sind, zeigen eine grosse Mannigfaltigkeit, können aber zweckmässig auf drei Kategorien zurückgeführt werden, auf die Cuticularisirung (Verkorkung), Verholzung und Verschleimung. Die erstere besteht darin, dass äussere Schichten der Zellhaut in eine dehnbare, sehr elastische, von Wasser nicht oder schwer zu durchdringende, nicht quellende Substanz verwandelt werden (äussere Zellhautschicht der Epidermis, Pollenkörner und Sporen, Kork). Die Verholzung bewirkt Steigerung der Härte der Zellhaut, Verminderung ihrer Dehnbarkeit, leichte Durchdringbarkeit für Wasser ohne bedeutende Aufquellung. Die Verschleimung endlich bewirkt, dass die Haut befähigt wird, grosse Wassermassen in sich aufzusaugen, dabei ihr Volumen entsprechend zu vergrössern und eine gallertartige Consistenz anzunehmen. In trockenem Zustand sind solche Häute hart, brüchig, oder hornartig biegsam (Zellhäute vieler Algen, sogen. Intercellularsubstanz des Endosperms von Ceratonia siliqua, Leinsamen und Quittenschleim). Von diesen Metamorphosen können verschiedene zugleich an einer Zellhaut auftreten, so dass z. B. die äusseren Schichten verholzen, die inneren verschleimen (Holzzellen der Wurzel von Phaseolus).

Ausser diesen Veränderungen der Zellhautsubstanz, welche nicht selten mit besonderen Färbungen Hand in Hand gehen, können Veränderungen ihres chemisch-physikalischen Verhaltens auch dadurch herbeigeführt werden, dass sich grössere Mengen unverbrennlicher Stoffe, besonders Kalk und Kieselsäure zwischen ihre Moleküle einschieben. Werden diese Einlagerungen hinreichend ausgiebig, so bleiben sie nach Zerstörung der organischen Grundlage der Haut als sogen. Achsenskelet zurück.

a) Das Flächenwachsthum bewirkt nicht nur die Zunahme des Zellumfangs, sondern auch, sofern es an verschiedenen Stellen des Umfangs ungleichartig ist, Gestaltveränderungen; daher können Zellen anfänglich unähnlicher Form einander durch ungleiches Wachsthum ähnlich werden, noch viel häufiger ist es aber, dass anfänglich ähnlich geformte Zellen einander ganz unähnlich werden. Das ist der gewöhnliche Fall bei vielzelligen Organen höherer Pflanzen, Blättern, Stengeln, Wurzeln; die jüngsten Zellen sind hier oft von einander kaum zu unterscheiden; im ausgewachsenen Organe liegen die mannichfaltigsten Formen neben einander (Fig. 16). — Nur selten, wie bei dem Wachsthum mancher Sporen und Pollenkörner, ist das Flächenwachsthum so gleichartig am Umfang vertheilt, dass bei bedeutender Volumenzunahme die anfängliche Form beinahe erhalten bleibt (z. B. Pollen von Cucurbita, Althaea); aber auch hier geschieht das nur zeitweilig, denn die Pollenkörner treiben später ihre Schläuche, die Sporen keimen, beides durch localisirtes Wachsthum ihrer inneren Hautschicht; es zeigt dies zugleich, dass das Flächenwachsthum einer Zellhaut zu verschiedenen Zeiten ein sehr verschiedenes sein kann, und dies ist sogar der

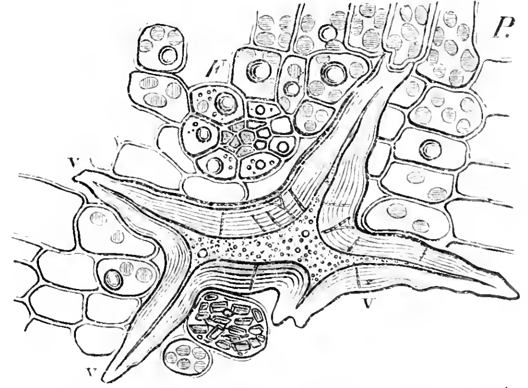


Fig. 16. Aus dem Querschnitt eines Blattes von Camellia japonica. *P* Parenchymzellen mit Chlorophyllkörnern und Oeltropfen, *F* ein sehr dünner Fibrovasalstrang, *v v* eine verzweigte, grosse dickwandige Zelle, welche ihre Arme zwischen die Parenchymzellen hineinschiebt.

gewöhnliche Fall. Bei der unendlichen Mannigfaltigkeit des Flächenwachsthums der Zellhäute ist es für die Mittheilung der Thatsachen bequem[1], die verschiedenen Fälle auf einige Schemata zurückzuführen und diese mit Namen zu belegen. So unterscheidet man gewöhnlich zwischen intercalarem und Spitzenwachsthum der Zellhaut. Spitzenwachsthum findet statt, wenn an irgend einem Theile des Umfanges die Flächenzunahme durch Einschiebung neuer Zellhauttheilchen ein Maximum darbietet, während die Intensität dieses Vorgangs von dort aus allseitig abnimmt und in bestimmter Entfernung ein Minimum erreicht, so dass jener Theil der Zellhaut als Spitze hervorragt oder als gerundetes Ende einer Ausbuchtung oder eines cylindrischen Schlauches erscheint (Haare, Fadenalgen). Treten an einer

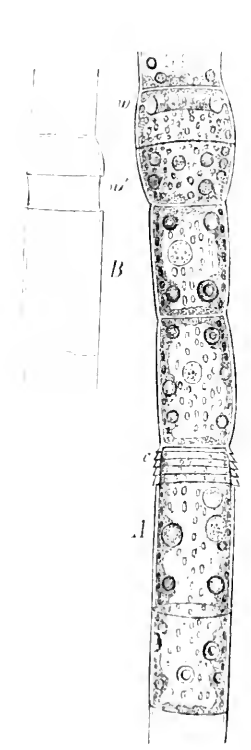




Fig. 17.

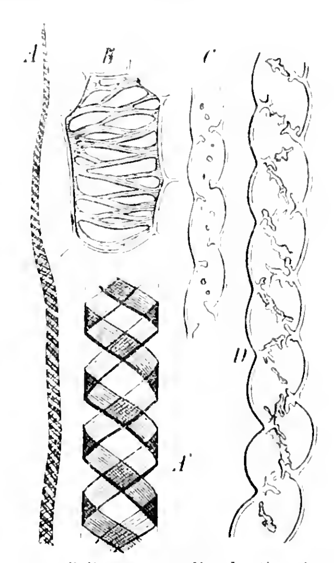


Fig. 18. Zellformen von Marchantia polymorpha (einem Lebermoos) mit nach innen vorspringenden Verdickungen: *A* eine Schleuderzelle (nur halb) aus der Sporenfrucht, mit zwei Schraubenbändern, bei *A'* ein Theil stärker vergrössert; *B* eine Parenchymzelle aus dem mittleren Theil des Thallus, mit nach innen vorspringenden netzartigen Verdickungen; *C* ein dünnes Wurzelhaar mit nach innen vorspringenden Verdickungen, diese sind auf einer schraubenlinig verlaufenden Einschnürung der Zellhaut angeordnet, bei *D*, einem dickeren Wurzelhaar, sind die Zapfen dicker und verzweigt, ihre schraubige Anordnung noch deutlicher.

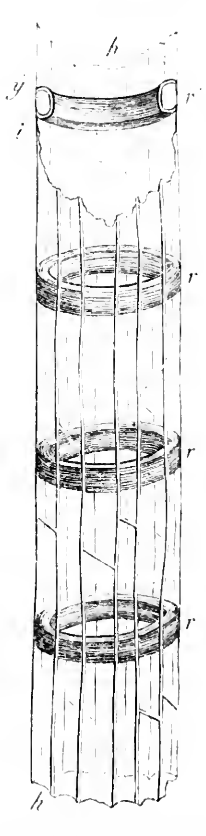


Fig. 18 bis. Stück eines Ringgefässes aus dem Fibrovasalstrang des Stammes von Zea Mais (550). *h h* die dünne Zellhaut des Gefässes, auf welcher die Grenzlinien der benachbarten Zellen deutlich zu sehen sind. – *r r* die Verdickungsringe der Gefässwand, *y* die innere Substanz eines solchen querdurchschnittenen Ringes; *i* die dichtere Schicht, welche den Ring auf seiner inneren, ins Lumen der Zelle vorragenden Seite überzieht.

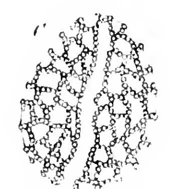
anfangs rundlichen Zelle mehrere Puncte mit Spitzenwachsthum hervor, so kann sie sternförmig werden; bilden sich neue Wachsthumsspitzen unter dem fortwachsenden Ende eines Schlauches, so verzweigt sich die schlauchförmige Zelle (viele Fadenalgen, Pilzfäden, Vaucheria, Bryopsis). Als eine besondere Form des Spitzenwachsthums unterscheidet Hofmeister[2]) noch

1) Noch wichtiger ist natürlich eine gute Eintheilung der Wachsthumsvorgänge für das Studium der Mechanik des Wachsthums; in dieser Richtung ist noch wenig gethan und wir müssen hier davon abstrahiren.

2) Handb. der physiol. Botanik I. p. 162.

den Fall, wo statt eines Punctes eine Linie auf der Zellhaut sich am raschesten erhebt; diese kann als Schneide- oder als Scheitellinie einer Wölbung hervortreten. — Das intercalare Wachsthum der Zellhaut findet seinen typischen Ausdruck in dem Falle, wo die Einlagerung neuer Substanz innerhalb eines in der Zellfläche liegenden Gürtels so stattfindet, dass dieser sich verbreitert und nach und nach ein neues eingeschobenes Stück der Zellhaut zum Vorschein kommt. Dem letztgenannten Falle würde sich das häufige Vorkommniss anschliessen, dass eine cubische, tafelförmige oder cylindrische Zelle an ihrer ganzen Seitenwandung wächst, wie es z. B. die Zellen der Spirogyren und die Parenchymzellen wachsender Wurzeln und Stengel von Phanerogamen thun (vgl. Fig. 1). Einen eigenthümlichen Fall des intercalaren Flächenwachsthums bieten die Oedogonien dar (Fig. 17). Unterhalb der Querwand bildet sich eine ringförmige, nach innen als Wulst vorspringende Ablagerungen von Zellstoff (*w* in *A*); dort spaltet die Zellhaut, wie durch einen Kreisschnitt getrennt, in zwei Stücken, die nun aber aus einander weichend durch eine Zellhautzone *w'* in *B* verbunden bleiben, welche sich durch Ausdehnung des Wulstes *w* bildet; nach Einschiebung dieser neuen Cylinderzone erfolgt die Zelltheilung, und indem sich dies öfter wiederholt, entsteht das durch *A* bei *c* repräsentirte Verhalten (die sog. Kappenbildung[1]).

b) Das Dickenwachsthum einer Zellhaut ist gewöhnlich streng localisirt, so dass die dickeren Theile meist als sehr schroffe Vorsprünge den dünneren Zellhautstellen



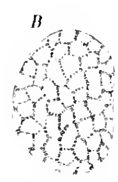




Fig. 19. *B* eine junge Pollenzelle von Funkia ovata; die nach aussen vorspringenden knopfartigen Verdickungen sind noch klein, bei der älteren Pollenzelle *C* grösser; sie sind nach netzartig verbundenen Linien angeordnet.

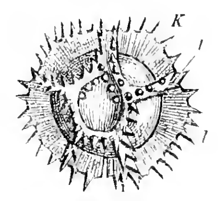



Fig. 20. Reifes Pollenkorn von Cichorium Intybus, der fast kugelige Körper der Zellhaut ist mit netzartig verbundenen Verdickungsleisten besetzt, jede derselben trägt noch stärker vorspringende Verdickungen als kammartig angeordnete Stacheln.

aufgesetzt erscheinen; entweder auf der Aussenseite oder der Innenseite. Der Gesammteindruck, den die Skulptur gewährt, hängt dann vorzugsweise davon ab, ob die Flächenausdehnung der verdickten oder der verdünnten Stellen die kleinere ist. Findet die Verdickung vorzugsweise an einigen Puncten lebhaft statt, so erfolgt die Bildung nach aussen (Fig. 19) oder nach innen (Fig. 18 *C*, *D*) vorspringender Warzen, Zapfen oder Stacheln; tritt die Verdickung an linienförmigen oder bandartigen Stellen der Zellhaut lebhafter auf, so bilden sich vorspringende Wülste, Leisten, Bänder, Kämme auf der inneren oder äusseren Seite. Diese leistenförmigen Vorsprünge können auf der inneren oder äusseren Seite netzartige Figuren (Fig. 18 *B*, Fig. 20 *l*) oder Ringe, Schraubenbänder bilden, was zumal bei den nach innen vorspringenden Verdickungen gewisser Gewebezellen häufig vorkommt. Sind die nach innen vorspringenden Ringe oder Schraubenbänder dick und fest, die dazwischen liegenden Zellhauttheile dünn und leicht zerstörbar, so können jene schon innerhalb der Pflanze frei werden, als isolirte Zellstoffstränge in Canälen des Gewebes liegen bleiben (Ringgefässe im Fibrovasalstrang der Equiseten, Zea Mais u. A.), die schraubenbandförmigen Verdickungen aber können als isolirte Fasern oft in bedeutender Länge hervorgezogen werden (sehr auffallende Beispiele derartiger sogenannter abrollbarer Spiralgefässe findet man in der Spindel des Blüthenstandes von Ricinus communis und in den Blättern von Agapan-

1) Ausführlicheres über diese ziemlich verwickelten Vorgänge siehe bei Pringsheim, Jahrb. f. wiss. Bot. I, Hofmeister, Handb. der phys. Bot. I. p. 154 und Nägeli u. Schwendener, Mikroskop II. p. 549.

thus). — Erfolgt die Verdickung der Zellhaut auf ausgedehnteren Flächentheilen und bleiben nur kleinere Flächenstücke dünn, unverdickt, so erscheinen diese letzteren als »Tüpfel« von sehr verschiedenem Umriss, entweder rundlich oder spaltenartig, oder wenn die Verdickung der Haut sehr bedeutend ist, als Canäle, welche diese quer durchsetzen. Derartige Verdickungsformen pflegen auf der Innenseite der Haut vorzuspringen; die Canäle verlaufen daher von dem Lumen der Zelle nach aussen und sind hier mit einem dünnen Häutchen verschlossen[1]; wenn die Zelle ihr Protoplasma verliert, abstirbt, so wird das letztere in vielen Fällen zerstört, das Tüpfel oder der Canal also geöffnet (Sphagnum, viele Holzzellen).

Die Tüpfel erscheinen zumal bei langgestreckten Zellen gewöhnlich in schraubenlinigen Reihen angeordnet, in anderen Fällen auch eigenthümlich gruppirt (Fig. 21 A); eine besonders auffallende Form dieser Gruppirung wird als Gitterbildung, Siebplattenbildung bezeichnet; sie findet sich bei den Siebröhren in den Fasersträngen der Gefässpflanzen vor,

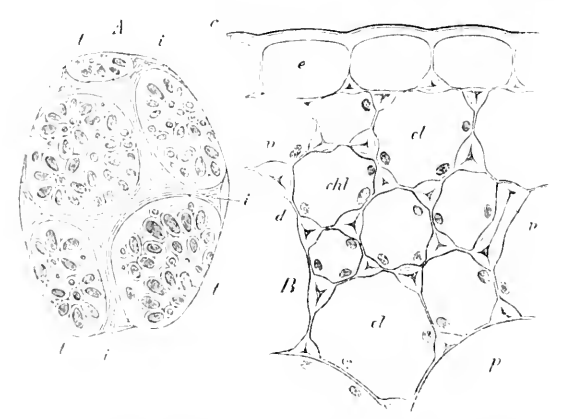



Fig. 21. A eine durch Mazeration isolirte Parenchymzelle des Cotyledons von Phaseolus multiflorus; i i die Stellen der Haut, wo dieselbe an Intercellularräume angrenzt, t t die mit einfachen zahlreichen Tüpfeln besetzte, nicht stark verdickte Haut; die dünnsten Stellen der Tüpfel sind dunkel schraffirt. B Epidermis e und Collenchym cl des Blattstiels einer Begonia; die Epidermiszellen sind auf der äusseren Wand gleichmässig verdickt, wo sie an das Collenchym anstossen, gleich diesem an den Längskanten, wo je drei Zellen zusammentreffen, verdickt; diese Verdickungsmassen sind sehr quellbar. chl Chlorophyllkörner, p Parenchymzelle (550).

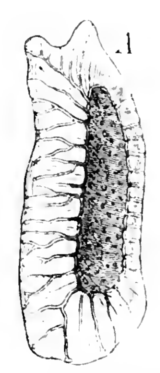



Fig. 22. Eine Zelle unter der Epidermis des unterirdischen Stammes von Pteris aquilina, durch Kochen in einer Auflösung von chlorsaurem Kali in Salpetersäure isolirt; sie ist auf der linken Seite stärker verdickt, die nicht verdickten Stellen erscheinen hier als verzweigte Canäle (550).

meist auf den Querwänden, doch auch auf Längswänden. Im einfachsten Fall sind die dünnen Stellen (die Tüpfel) sehr dicht gedrängt, nur durch dickere Leisten getrennt und polygonal; häufig erscheinen sie als scharf umschriebene Gruppen zahlreicher Puncte. In vielen Fällen wird die dünne Stelle solcher Tüpfel aufgelöst und die Protoplasmainhalte benachbarter Zellen treten durch diese engen Canäle in Communication. Zuweilen wird der Bau derartiger Siebplatten (z. B. bei Cucurbita Pepo) im Alter durch weitere Verdickung und Quellung der Verdickungsmasse ein sehr eigenthümlicher und complicirter[2].

Eine Form der nach innen vorspringenden Verdickungen, welche bei Holzzellen und Gefässen ungemein häufig vorkommt, nämlich die Bildung gehöfter Tüpfel[3], bedarf hier einer eingehenderen Darstellung.

1) Zuweilen zeigen stark verdickte Zellwände mit verzweigten Tüpfelcanälen einen sehr verwickelten Bau, z. B. in der harten Samenschale von Bertholletia; vergl. Millardet in Ann. des sc. nat. 5e série, T. VI, 5e cahier.

2) Vergl. Nägeli: über die Siebröhren von Cucurbita im Sitzungsbericht d. k. bayer. Akademie der Wiss. München 1861 über die wirkliche Durchbohrung der Siebplatten vergl. Sachs in Flora 1863 p. 68 und Johannes Hanstein: die Milchsaftgefässe, Berlin 1864 p. 23 ff.

3) Die Entwicklung derselben wurde zuerst von Schacht richtig erkannt: De maculis in plantarum vasis etc. Bonn 1860.

Die Bildung gehöfter Tüpfel kommt dadurch zu Stande, dass bei dem Anfang der Hautverdickung verhältnissmässig grosse Räume dünn bleiben (Fig. 23 *t*; Fig. 24 *B*, *t*), dass aber mit zunehmender Verdickung die nach innen vorspringende Verdickungsmasse mehr Fläche

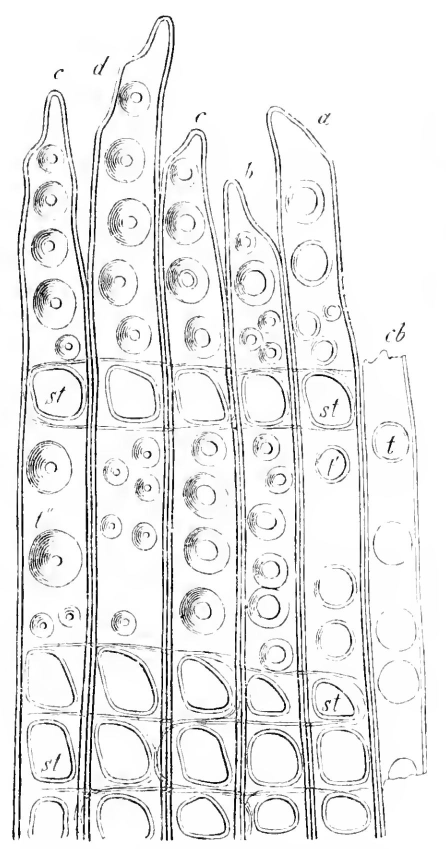



Fig. 23. Pinus sylvestris: radialer Längsschnitt durch das Holz eines kräftig wachsenden Zweiges; *cb* cambiale Holzzelle, *a—e* ältere Holzzellen; *t t' t''* gehöfte Tüpfel der Holzzellen, an Alter zunehmend; *st* grosse Tüpfel, wo Markstrahlzellen an den Holzzellen liegen (550).

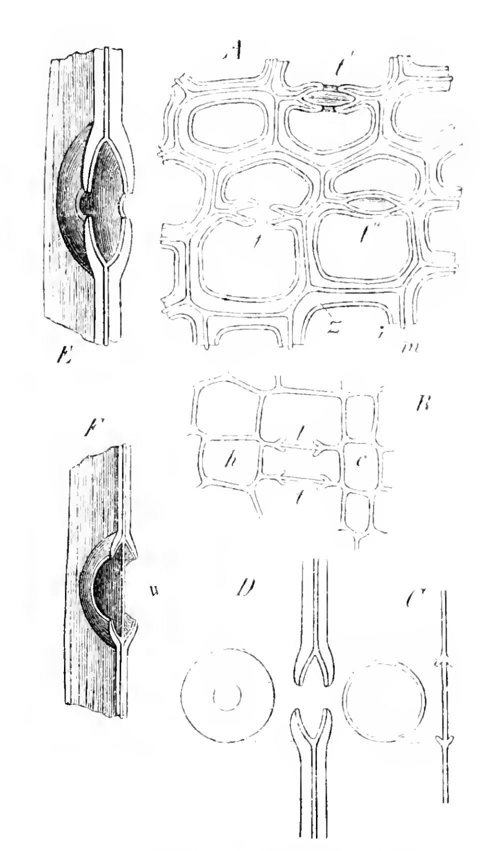



Fig. 24. Pinus sylvestris; *A* Querschnitt fertiger Holzzellen (800); *m* Medianschicht der gemeinsamen Wand, *i* innere, das Lumen auskleidende Schicht, *z* zwischenliegende Schicht der Wand; *t* ein mitten durchgeschnittenes fertiges Tüpfel, *t'* ebenso, aber an einer dickeren Stelle des Schnittes, der darunter liegende Theil des Tüpfelraumes ist perspectivisch zu sehen, *t''* ein Tüpfel unterhalb seiner inneren Oeffnung durchschnitten. — *B* Querschnitt durch das Cambium (800), *c* Cambium, *h* Holzzellen noch jung, dazwischen zwei sehr junge Holzzellen mit beginnender Tüpfelbildung *t t*; *C—F* schematische Figuren.

gewinnt und sich über dem dünnen Theile der Wand zusammenwölbt (Fig. 23 *a—e*, Fig. 24 *C* und *F*); der Umriss der dünnen Wandstelle erscheint auf der Flächenansicht bei dem Holz von Pinus sylvestris kreisrund, der Rand der sich über ihr zusammenwölbenden Verdickungsmasse wächst ebenfalls kreisförmig, sich verengend fort, und so erscheint die Flächenansicht eines solchen Tüpfels in Form zweier concentrischer Kreise, deren grösserer den ursprünglichen Umfang der dünnen Hautstellen (Fig. 23 *cb* bei *t*), deren innerer den sich nach und nach verengenden kreisförmigen Rand der Verdickung darstellt (Fig. 23 *a—e*, Fig. 24 *C*, *D*). Da nun dieser Vorgang auf beiden Seiten einer Scheidewand zweier Zellen stattfindet, so wird durch die beiden Ueberwölbungen ein linsenförmiger Raum umgrenzt, der in der Mitte durch die ursprüngliche dünne Lamelle der Haut in zwei gleiche Hälften

getheilt ist (Fig. 24 *F, w*), jede Hälfte dieses Tüpfelraumes ist durch eine kreisrunde Oeffnung mit der Zellhöhlung in Communication. Wenn die Holzzellen ihr Protoplasma verlieren und sich mit Luft und Wasser füllen, so wird dieses dünne Häutchen (wie in Fig. 24) zerstört, der Tüpfelraum bildet eine einzige Höhlung, die zwischen den übergewölbten Verdickungsmassen der Scheidewand eingeschlossen und nach rechts und links durch eine kreisförmige Oeffnung mit den benachbarten Zellhöhlen verbunden ist (Fig. 24 *A, D, E*). Bei Pinus sylvestris sind die Tüpfel gross und weit von einander entfernt, der ganze Vorgang Schritt für Schritt leicht zu erkennen. Etwas fremdartig dagegen erscheint der Vorgang dann, wenn Tüpfel sehr nahe an einander liegen, wie bei den getüpfelten Gefässen. In diesem Falle tritt die Verdickung zuerst in Form eines Netzes auf, welches die dünnen Hautstellen in Form rundlich polygonaler Maschen umgiebt, wie man sehr leicht an jungen Maiswurzeln z. B. erkennt. Fig. 25 *A* stellt einen Theil der Seitenwand eines bereits fertigen Gefässes[1] der

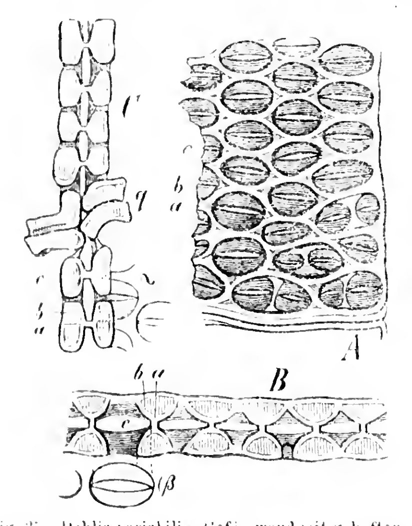



Fig. 25. Dahlia variabilis, Gefässwand mit gehöften Tüpfeln aus der saftigen Wurzelknolle; *A* Flächenansicht eines Stückes einer Gefässwand von aussen; *B* Querschnitt derselben (horizontal, senkrecht auf das Papier), *C* Längsschnitt (vertical, senkrecht auf die Papierebene); *q* Querwand; *a* die dünnen ursprünglichen Verdickungsleisten, *b* der verbreiterte, den Tüpfel überwölbende, später gebildete Theil der Verdickungsleisten, *c* der Spalt, durch den der Tüpfelraum mit dem Zellraum communicirt. Bei $\alpha$ und $\beta$ ist zur Erläuterung dem Längs- und Querschnitt die entsprechende Flächenansicht beigefügt (800).

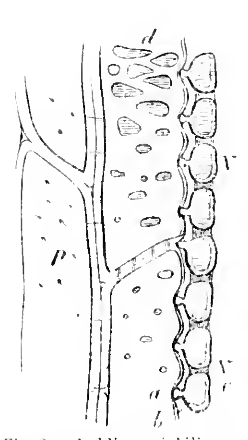



Fig. 26. Dahlia variabilis, aus der Wurzelknolle; *P* parenchymatisch ausgebildete Holzzellen; *V* ein Stück einer Gefässwand, wo diese einer parenchymatischen Holzzelle angrenzt; *a b* die Verdickungsmassen der Gefässwand senkrecht durchschnitten, *c* der Spalt des Tüpfels; *d* einfache Tüpfel auf der parenchymatischen Holzzelle (800).

Wurzelknolle von Dahlia dar; die ursprünglich auf der dünnen Haut auftretenden Leisten sind mit *a* bezeichnet und hell gelassen; sie umschliessen elliptisch-zweispitzige Maschen. Bei fortschreitender Verdickung behält jede Leiste ihre ursprüngliche Breite, wo sie der dünnen Zellhaut aufgesetzt ist, aber ihr weiter nach innen wachsender freier Rand verbreitert sich und wölbt sich über die dünne Hautstelle hinüber. In diesem Falle wachsen aber die Ueberwölbungen nicht gleichmässig, sondern so, dass ihre Ränder schliesslich einen schmalen Spalt bilden (*c* in *A* und *B*). Auch hier findet, wenn zwei gleichartige Zellen an einander liegen, derselbe Vorgang auf beiden Seiten der Grenzwand statt, und auch hier werden durch die Ueberwölbungen linsenförmige Räume gebildet, die anfangs durch die ursprüngliche dünne Hautlamelle halbirt sind; auch hier verschwindet die letztere später, und es treten die Zellräume an jedem gehöften Tüpfel in Communication; der Canal, der

1) Ueber den Begriff eines Gefässes vergl. das 2. Kapitel.

sie verbindet (das gehöfte Tüpfel) ist in der Mitte weit und öffnet sich rechts und links in jede Zelle durch einen engen Spalt (Fig. 25 *B, C*). — Grenzt dagegen eine derartige Gefässzelle an eine Parenchymzelle, welche immer saftig und geschlossen bleibt, so findet die Verdickung mit Ueberwölbung der Tüpfel nur auf der Seite der Gefässzelle statt (Fig. 26 V), die dünnen Stellen der Haut bleiben erhalten[1]) und die gehöften Tüpfel bleiben geschlossen, aus dem Zellraum des Gefässes führt ein enger Spalt (*c*) zwischen den verbreiterten Verdickungsmassen (*b*) hindurch zu einem weiteren Raume, der seitlich von den schmalen Verdickungsleisten (*a*), aussen von der primären Haut umgrenzt ist. — Diese Verhältnisse können nur in Schnitten von ausserordentlicher Feinheit gesehen werden; man gewinnt dieselben leicht, wenn man grössere Stücke der betreffenden Pflanzentheile Monate lang in viel absolutem Alkohol liegen lässt, sie vor der Präparation herausnimmt und diesen verdunsten lässt; so erhält man Stücke von einiger Härte und Zähigkeit, die sich ungemein gut und glatt schneiden, wenn das Messer sehr scharf ist.

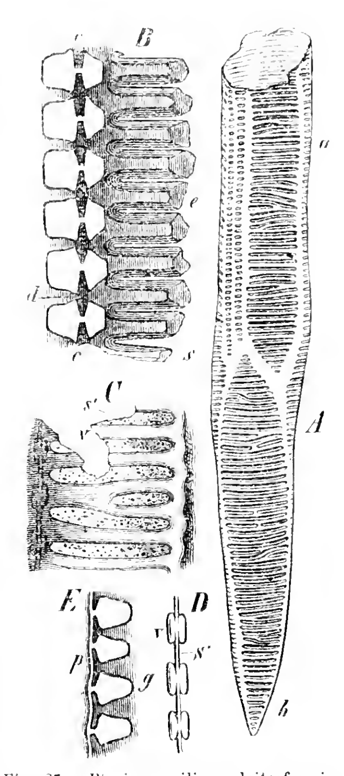



Fig. 27. Pteris aquilina, leiterförmig verdicktes Gefäss aus dem unterirdischen Stamme; *A* halbe Gefässzelle, durch Schulze'sche Mazeration isolirt; *B—D* an in absolutem Alkohol erhärteten Stammstücken gewonnen. *B* nach sehr klaren Schnitten halb schematisch gezeichnet; rechts Flächenansicht der Gefässwand von innen, *c c* senkrechter Durchschnitt derselben; *C* Flächenansicht einer jungen Gefässwand, *D* ihr senkrechter Durchschnitt; *E* Stelle, wo ein Gefäss an eine saftige Zelle grenzt, im Durchschnitt senkrecht auf die Verdickungsleisten des Gefässes (800).

Bei den leiterförmig oder treppenförmig verdickten Gefässwandungen, die bei höheren Kryptogamen besonders schön ausgebildet vorkommen, sind die gehöften Tüpfel spaltenförmig; sie sind oft so breit, als die Scheidewand zweier benachbarter Zellen, in Richtung der Längsaxe der Zelle sehr niedrig. Fig. 27 zeigt die untere Hälfte einer derartigen Gefässzelle *A* mit den spaltenförmigen Tüpfeln, zwischen denen die Verdickungsmassen der Wand wie Leitersprossen liegen; die grösseren hellen Räume sind die Kanten, wo die Zelle mit den Kanten der Nachbarzelle zusammentrifft. Die Bildung einer solchen leiterförmigen Verdickung beginnt damit, dass auf der ursprünglichen sehr dünnen Wand, welche zwei Gefässzellen trennt (*C, s'*), querlaufende Verdickungsleisten entstehen, (*v*), die rechts und links in diejenige Verdickung übergehen, welche jedesmal an der Kante einer Zellenwand liegt. *C* zeigt dies von der Fläche, *D* im senkrechten Durchschnitt. Im ausgebildeten Zustand ist die dünne Lamelle (*s'*) verschwunden (*c c* bei *B*), die Verdickungsleisten haben sich nach innen wachsend übergewölbt, so dass nur ein enger Spalt (*d, B*) zwischen ihren Rändern bleibt; noch weiter nach innen wird die Leiste wieder schmäler; die Innenräume zweier benachbarter Gefässe sind also durch zahlreiche breite Spalten verbunden (*s* in *B*), das Gerüst der Leiter wird von eigenthümlich geformten Sprossen gebildet, die bei *B* in *c c* im Durchschnitt, bei *B* in *e* von der Fläche gesehen werden. Wo

1) Diese dünnen, gehöfte Tüpfel verschliessenden Hautstellen können durch lebhaftes Flächenwachsthum Aussackungen bilden, welche durch die Poren der Tüpfel in die Gefässzelle hineinwachsen, sich dort ausbreiten, durch Querwände getheilt werden und so ein dünnwandiges Gewebe bilden, welches nicht selten die ganze Höhlung der Gefässzelle erfüllt. Diese Bildungen sind längst unter dem Namen Tüllen bekannt (häufig und leicht zu sehen z. B. in alten Wurzeln von Cucurbita, im Holz von Robinia pseudacacia u. v. a.)

eine Gefässwand an eine parenchymatische Zelle angrenzt (*E*), da erfolgt die leiterförmige Verdickung nur auf der Seite des Gefässes (*g*), sie unterbleibt auf der andern Seite (*p*); auch in diesem Falle bleibt die dünne ursprüngliche Wand erhalten, sie verschliesst die breiteren Aussenräume der gehöften spaltenförmigen Tüpfel.

Mit diesen Beispielen ist aber die Mannigfaltigkeit der Tüpfelbildungen noch lange nicht erschöpft, auch können hier nicht alle Vorkommnisse dargestellt werden; nur auf einige sei hingewiesen.

Wir sahen bei der Gefässbildung von Dahlia (Fig. 27) wie das Tüpfel anfangs einen grossen rundlichen Raum einnimmt, während die Ränder der überwölbenden Verdickung einen Spalt einschliessen. Durch eine Abänderung dieses Wachsthumsvorgangs kann nun der Spalt eine viel grössere Länge erreichen, als dem Durchmesser des äusseren Tüpfelraumes entspricht, dann erscheint das Tüpfel auf der Flächenansicht als eine rundliche Oeffnung, die von einem Spalt durchsetzt wird (Fig. 26 bei *P*). Es kommt auch vor, dass der Tüpfelspalt bei fortschreitender Verdickung seine Richtung ändert, so dass man dann auf der Flächenansicht zwei einander kreuzende Spalten wahrnimmt (Fig. 28 *A* und *B*, *st*). Um aber sicher zu sein, dass dies innerhalb der Zellhautschichten einer Zelle stattfindet, muss man die Zellen durch Mazeration isoliren. Aehnliche Bilder der Flächenansicht erhält man nämlich oft auch, wenn man die ganze Scheidewand zweier Zellen von der Fläche aus betrachtet. Läuft in der einen Zelle der Spalt nach links oben, so kann der correspondirende Spalt auf der anderen Seite nach rechts oben laufen; in der Flächenansicht erscheinen sie dann gekreuzt[1].

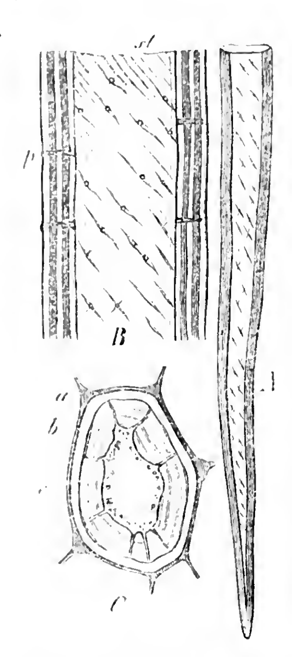



Fig. 28. Braunwandige Zellen im Stamm von Pteris aquilina. *A* eine halbe Zelle, durch Schulze'sche Mazeration isolirt und entfärbt; *B* ein Stück davon stärker vergrössert (550), die spaltenförmigen Tüpfel sind gekreuzt, d. h. der Spalt dreht sich bei zunehmender Verdickung; bei *p* Seitenansicht eines Spaltes, der hier als einfacher Canal erscheint, da er den schmalen Durchschnitt zeigt.

Bei Gewebezellen ist die Scheidewand anfangs immer eine sehr dünne einfache Lamelle; bei dem Dickenwachsthum springen die Verdickungsmassen nach rechts und links in die benachbarten Zellhöhlungen vor. Gewöhnlich ist das Wachsthum rechts und links von einer Scheidewand, wie wir bereits sahen, correspondirend, was zumal bei der Tüpfelbildung sehr deutlich hervortritt, insofern die Tüpfelcanäle benachbarter Zellen auf einander treffen. Da nun aber eine Gewebezelle oft an verschiedenen Seiten an ganz verschiedene Nachbarzellen angrenzt, so können auch verschiedene Seiten derselben Zelle verschiedene Verdickungsformen, zumal verschiedene Tüpfelbildungen zeigen. Auch kann das gesammte Dickenwachsthum an verschiedenen Seiten sehr verschieden sein; so sind z. B. die Epidermiszellen auf der äusseren freien Wand meist stark verdickt, auf der innern Wand, wo sie an parenchymatische Zellen angrenzen, entweder sehr dünn oder den Nachbarn entsprechend gebildet.

Das correspondirende Dickenwachsthum tritt mehr zurück, wenn die Verdickungsmassen eine deutliche schraubige Structur zeigen, oder wenn sie in Form starker Schraubenbänder auftreten, wie bei den Spiralfaserzellen; wenn hier in jeder zweier benachbarten

1) Die Darstellung eines gedrehten Tüpfelcanals, dessen äusserer und innerer Spalt (innerhalb derselben Haut) sich kreuzen, siehe bei Nägeli, Berichte der Münchener Akademie 1867 (9. Juli), Taf. V. Fig. 45.

Zellen ein oder mehr Schraubenbänder in gleicher Richtung gewunden verlaufen, so müssen sie sich nothwendig an der gemeinsamen Trennungswand kreuzen.

c) Schichtung und Streifung der Zellhaut[1]. Wenn die Zellhäute eine gewisse Dicke und Flächenausdehnung erreicht haben, so tritt die Schichtung und Streifung mehr oder minder deutlich hervor. Vermöge der Schichtung erscheint die Haut aus in einander geschachtelten, sehr dünnen Häutchen, die einander dicht anliegen, zusammengesetzt; die Schichtung wird sowohl auf dem Quer- als Längsschnitt der Haut gesehen. Die Streifung ist gewöhnlich am deutlichsten von der Fläche aus zu sehen; sie macht sich bemerklich in Form zweier (zuweilen scheinbar mehrerer) Liniensysteme, welche auf der Oberfläche hinziehen, das eine System, aus unter sich parallelen Streifen bestehend, wird immer von dem anderen System, welches ebenfalls aus parallelen Streifen besteht, geschnitten. Die genauere Untersuchung zeigt, dass die als Streifung erscheinende Structur nicht blos der Oberfläche oder einer Schicht der Zellhaut angehört, dass die Streifung vielmehr die ganze Dicke der Haut durchsetzt, dass die Streifen also Lamellen sind, welche die Oberfläche schneiden und sich durch alle concentrische Schichten hindurch fortsetzen. Bei stark ausgeprägter Streifung, und wenn diese der Längsaxe der Zelle nahezu parallel ist, erkennt man sie daher auch auf dem Querschnitt in Form von Streifen, welche die concentrische Schichtung durchsetzen; auf dem Längsschnitt der Zellhaut sind nur solche Streifensysteme deutlich zu erkennen, die von der Fläche gesehen ungefähr quer um die Zelle herumlaufen.

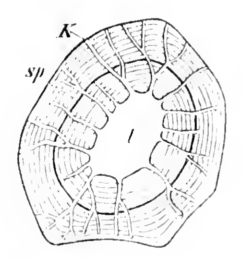



Fig. 29. Querschnitt einer Zelle der Wurzelknolle von Dahlia variabilis (800); *l* die Zellhöhlung, *K* Tüpfelcanäle, welche die Schichtung durchsetzen, *sp* ein Sprung, durch den ein inneres Schichtensystem sich abgesondert hat.

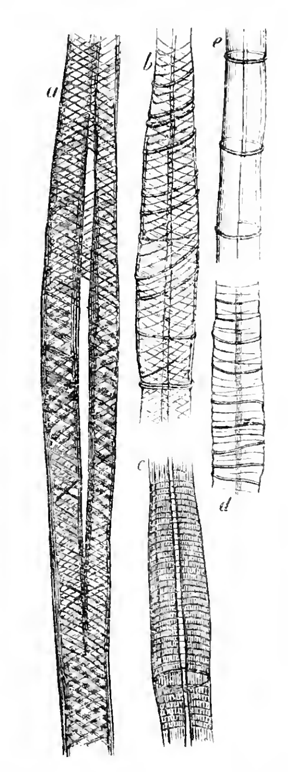



Fig. 30. Zellen aus dem Blatt von Hoja carnosa (800), die Streifung zeigend; diese sind in der Natur bei weitem weniger markirt, aber eben so deutlich. — *a* optischer Längsdurchschnitt der gekreuzten Ringstreifung; *b* Aussenansicht der Seite, wo sich die Ringstreifen kreuzen; *c* Aussenansicht der Seite, wo sie sich nicht kreuzen; *d* ebenso; *e* ein Stück Zellhaut, wo nur einzelne Ringstreifen deutlich sind.

Jedes Schichten- und jedes Streifensystem besteht aus Lamellen von sichtbarer Dicke und von verschiedenem Lichtbrechungsvermögen, so dass immer eine stärker brechende Schicht mit einer schwächer brechenden, eine stärker lichtbrechende Streifungslamelle mit einer schwächer brechenden abwechselt. Dieser Unterschied der Lichtbrechung rührt von einer verschiedenen Vertheilung des Wassers und der festen Stofftheilchen in der Zellhaut her; die minder stark lichtbrechenden Lamellen sind reicher an Wasser, ärmer an Zellhautstoff, also minder dicht; die stärker lichtbrechenden und dichteren Lamellen enthalten wenig Wasser und mehr Zellstoff. Daher ver-

1) Mohl: botan. Zeitg. 1858, p. 1, 9. — Nägeli: über den inneren Bau der vegetabilischen Zellenmembran in den Sitzungsber. der Münchener Akademie der Wiss. 1864. Mai und Juli. — Hofmeister: Lehre von der Pflanzenzelle, p. 197.

schwindet die Schichtung und Streifung der Zellhaut durch vollständige Wasserentziehung, ebenso durch starke Quellung, d. h. Wassereinlagerung, weil im ersten Fall die wasserreichen Schichten den wasserarmen gleich, im zweiten Fall die wasserarmen Schichten durch reichliche Wassereinlagerung den andern Schichten ähnlich werden. Dagegen tritt die Schichtung und Streifung am deutlichsten hervor, wenn bei einem bestimmten Wassergehalt der Zellhaut die Differenz der dichten und weichen Substanz am grössten wird; in vielen Fällen kann dies durch Zusatz von Säuren oder Alkalien bewirkt werden, die eine nicht allzustarke Quellung hervorrufen. Sind aber die dichten Streifen sehr dicht, die weichen sehr wasserreich, wie bei manchen Holzzellen (Pinus sylvestris), so wird die Streifung auch durch Austrocknung deutlicher, weil dann die dichten Streifen hervorragen, die weichen einsinken.

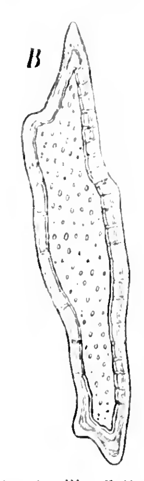



Fig. 31. Eine Zelle unter der Epidermis des Stammes von Pteris aquilina, durch Schulze'sche Mazeration isolirt. Die Wand ist im optischen Längsschnitt gesehen, sie zeigt eine innerste sehr dichte Schicht, eine mittlere weiche Schicht (rechts unten der dunkle Streif), eingefasst von zwei dichteren Schichten; diese Schichten sind von Tüpfelcanälen durchsetzt, die man an der Hinterwand im Querschnitt sieht.

Die Streifensysteme und die Schichtung einer Zellhaut durchsetzen einander, wie die Spaltungsflächen eines nach drei Richtungen spaltbaren Krystalls. Da nun aber Streifen und Schichten aus messbar dicken Lamellen von abwechselnd dichter und weicher Substanz bestehen, so erscheint die Haut aus parallelepipedischen Stücken zusammengesetzt, die sich durch ihren Wassergehalt unterscheiden. Sieht man einstweilen von der Schichtung ab und nimmt man an, dass zwei sich schneidende Streifensysteme vorhanden sind, so werden immer da, wo zwei dichte Streifen sich schneiden, die dichtesten wasserärmsten, da, wo zwei weiche sich schneiden, die weichsten, wasserreichsten Stellen vorhanden sein; wo endlich die weichen und dichten Stellen sich schneiden, werden Areolen von mittlerer Dichte sich bilden. Die Durchschnitte der Streifungslamellen müssen Prismen bilden, welche senkrecht oder schief auf der Zellhautfläche stehen; ist die concentrische Schichtung stark ausgeprägt, so muss jedes dieser Prismen in radial hinter einander liegende dichte und weiche Abschnitte zerlegt werden, ist die concentrische Schichtung schwach ausgebildet, so kann die prismatische Structur zuweilen sehr deutlich hervortreten; die eigenthümliche innere Structur der Exosporien von Rhizocarpeen (Fig. 33 [1]) und die noch mannigfaltigeren der Exine vieler Pollenkörner kann vielleicht auf eine weitere Ausbildung derartigen Verhaltens zurückgeführt werden, was im Einzelnen durchzuführen hier des Raumes wegen unmöglich ist. Die Lamellen, welche äusserlich als Streifung erscheinen, können die Form geschlossener Ringe haben, d. h. dünnen Durchschnitten der Zelle ähnlich sein, oder aber schraubig um die Zellenaxe verlaufen. Man unterscheidet danach Ringstreifen und Spiralstreifung; es ist oft ungemein schwierig zu entscheiden, welche von beiden vorhanden ist; zuweilen sind auch an derselben Zellhaut beide an verschiedenen Stellen ausgebildet. — Zuweilen ist das eine Streifensystem sehr undeutlich, das andere desto stärker ausgeprägt, oder in einer Schicht der Zellhaut kann das eine, in einer andern Schicht das andere Streifensystem stärker entwickelt sein, was mit der oben berührten Drehung der Tüpfelspalten genetisch zusammenhängt. — Die Streifung ist meist am deutlichsten bei Zellen mit breiten gleichmässigen Verdickungsflächen (Valonia utricularis, Haare von Opuntia, Markzellen der Wurzelknollen von Dahlia, hier ungemein deutlich), aber sie ist auch bei complicirter Sculptur der Zellhaut zu erkennen, z. B. an den mit dicht gedrängten kleinen gehoften Tüpfeln versehenen Wandungen sehr weiter Gefässe von Cucurbita Pepo (nach Schulze'scher Mazeration, zumal an Gefässen der Wurzel sehr deutliche gekreuzte Spiralstreifung). — Die Streifung kann selbst zu Niveaudifferenzen Anlass

1) Vergl. jedoch im II. Buch unter Rhizocarpeen.

geben; zuweilen springen die dichteren Lamellen auf der Innenseite der Haut ein wenig vor (Fig. 32 *B*), oder es treten einzelne dichtere Lamellen eines Streifensystems allein hervor; so kommt z. B. auf der Innenseite der Holzzellen von Taxus baccata ein feines Schraubenband zum Vorschein, welches nicht selten mit einem entgegengesetzt verlaufenden sich kreuzt. — Wo langgezogene spaltenförmige Tüpfel schraubenlinig auf der Haut angeordnet sind, da findet man gewöhnlich ein Streifensystem in entsprechender Richtung.

Dieses Wenige mag hier genügen, den Anfänger auf das Wesen der Schichtung und Streifung und auf ihre Beziehung zur Sculptur der Zellhaut hinzuweisen, eine weitere Ausführung würde die Grenzen dieses Buches überschreiten [1].

d) Intussusception als Ursache des Flächen- und Dickenwachsthums der Zellhaut. Das Flächenwachsthum der Zellhaut kann nur so gedacht werden, dass zwischen die schon vorhandenen Partikeln derselben neue Partikeln eingeschoben werden, die jene aus einander drängen. Es ist sehr wahrscheinlich, dass die Streifungslamellen einen genetischen Zusammenhang mit diesem Vorgang haben, ähnlich wie ihn Nägeli für die concentrische Schichtung der Stärkekörner mit ihrem Wachsthum nachgewiesen hat. — Das Dickenwachsthum der Zellhaut dachte man sich lange Zeit so vor sich gehend, dass der ursprünglich vorhandenen dünnen Haut wiederholentlich neue concentrische Schichten auf der Innenseite angelagert werden, so dass also jedesmal die innerste Schicht die jüngste sein müsste. Die Schichtung der Haut schien auf diese Weise ungemein einfach erklärt, und die chemische Differenzirung dicker Häute schien diese Vorstellung noch ganz besonders zu unterstützen. Allein die grössere Leistungsfähigkeit der neueren Mikroskope zeigt eine Thatsache, die vollkommen entscheidend gegen die Appositionstheorie spricht; zunächst zeigt sich, wie wir gesehen haben, die Schichtung verdickter Zellen nicht als eine Aneinanderlegung gleichartiger, sondern als ein Wechsel ungleichartiger Schichten. Aus Gründen, die hier nicht erörtert werden können, darf man schon schliessen, dass diese Wechsellagerung wasserreicher und wasserarmer Schichten überhaupt nicht der Ausdruck einer Apposition, vielmehr nur der einer inneren Differenzirung der schon gebildeten Haut sein kann; entscheidend ist aber die Thatsache, dass auf der Innenseite jeder Zellhaut und zu jeder Zeit eine dichte, wasserarme Schicht liegt; fände das Dickenwachsthum durch successive Anlagerung von Schichten statt, so müsste abwechselnd bald eine dichte und bald eine weiche Schicht die innerste, jüngste sein, was aber nicht der Fall ist. Auch das Wachsthum solcher Verdickungsmassen, welche nach aussen vorspringen, wie die Kämme und Stacheln der Pollenkörner u. s. w. kann nur durch Intussusception, nicht durch Apposition erklärt werden.

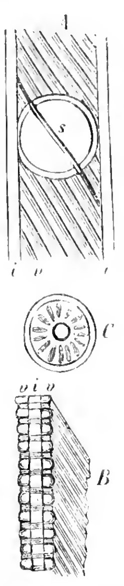


Fig. 32. Streifung der Holzzellen von Pinus Strobus. *A* Flächenansicht einer jüngeren Zelle; über das noch junge gehöfte Tüpfel verläuft ein Spalt, der schraubigen Streifung entsprechend; *B* Durchschnittsansicht der Zellwand mit einem Theil der Seitenansicht; *i* die Mittellamelle der zweien Zellen gemeinsamen Wand; *v v* die ihr aufliegenden Verdickungsschichten; diese sind gestreift, die Streifung giebt sich als eine die ganze Dicke durchsetzende Lamellenbildung zu erkennen, die dichteren (hellen) Lamellen springen knötchenförmig hervor. — *C* Flächenansicht eines Tüpfels, die Streifung erscheint hier als eine sternförmige Anordnung minder dichter Stellen (800).

Das Wachsthum durch Einlagerung kann nur in der Art gedacht werden, dass aus dem

1) Sehr leicht und schon bei schwächeren Vergrösserungen zu sehen ist die Streifung an den grossen Markzellen der Wurzelknollen von Dahlia, an den Haaren der Opuntien, an Valonia utricularis; an isolirten Holzzellen von Pinus, an Bastfasern u. s. w. meist erst bei sehr starker Vergrösserung; eines der am längsten bekannten Beispiele sind die mit Erweiterungen und Verengerungen versehenen »Bastzellen« der Apocyneen (Mohl: veget. Zelle. Fig. 27).

Protoplasma eine wässerige Lösung zwischen die Moleküle der Zellhaut durch Diffusion eindringt. Was für eine Lösung dies ist, kann gegenwärtig mit Bestimmtheit nicht gesagt werden, wahrscheinlich enthält sie irgend ein Kohlehydrat, welches sich leicht in Zellstoff umwandelt. Diese Substanz bildet nun zwischen den Molekülen der Zellhaut neue feste Moleküle von Zellstoff. Der Wachsthumsvorgang selbst sowie die beschriebene innere Structur der Zellhaut und gewisse Erscheinungen, welche das polarisirte Licht in ihr hervorruft, ebenso die Quellung der Haut, führen zu dem Schluss, dass sie aus festen Molekülen von bestimmter Form besteht, deren jedes mit einer Wasserhülle umgeben und von den Nachbarmolekülen getrennt ist; je wasserreicher eine Zellhautschicht oder eine Streifungslamelle ist, desto kleiner sind, nach den von Nägeli[1]) aufgestellten Grundsätzen, die festen Moleküle, desto zahlreicher und dicker die Wasserhüllen derselben. — Aus dem Gesagten folgt also, dass ein gewisses Quantum Wasser zum Wachsthum und zur inneren Organisation der Zellhaut ebenso unentbehrlich ist, wie der Zellstoff selbst; man kann dieses Wasser in demselben Sinne als Organisationswasser bezeichnen, wie man von dem Krystallwasser spricht; so wie dieses zum Aufbau vieler Krystalle, so ist jenes zur Structur der Zellhaut unentbehrlich. Es ist übrigens, wie wir sehen werden, eine Eigenschaft aller organisirten Gebilde, dass sie, wenigstens so lange sie wachsen, Organisationswasser enthalten, eben weil sie sämmtlich durch Intussusception wachsen.

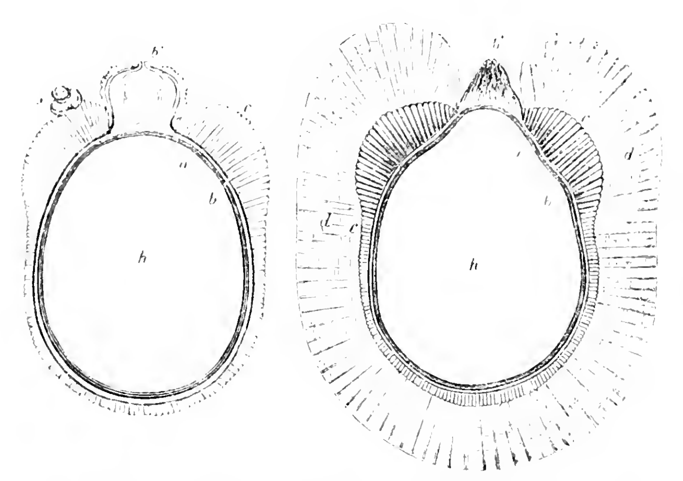



Fig. 33. Makrosporen von Pilularia globulifera, im optischen Längsdurchschnitt; links eine noch unreife Spore, der die äusserste gallertartige Zellhautschicht noch fehlt, die bei der reifen Spore rechts vorhanden ist; die beiden äussersten Zellhautschichten der letzteren (*c* und *d*) haben prismatische Structur angenommen, die besonders bei *c* sehr deutlich hervortritt; bei *d* ist gleichzeitig eine Schichtung schwach angedeutet. Von der Fläche gesehen erscheinen die Prismen als Areolen; die Grenzflächen des Prismen sind bei der entsprechenden Hautschicht von Marsilia salvatrix fester und cuticularisirt, wodurch sie das Ansehen einer Bienenwabe erhält. (Vergl. Johannes Hanstein, Berliner Monatsber. 6 Febr. 1862. Fig. 17 und II. Buch Rhizocarpeen.)

Nach dem bisher Mitgetheilten ist leicht ersichtlich, dass die concentrische Schichtenbildung einer durch Intussusception wachsenden Zellhaut wesentlich verschieden ist von der wiederholten Zellhautbildung um einen und denselben Protoplasmakörper; es werden auf diese Weise in einander geschachtelte Zellhäute erzeugt, die aber nicht als Schichten einer Zellhaut betrachtet werden dürfen. Dieser Vorgang ist sehr allgemein bei der Bildung der Pollenkörner der Phanerogamen: innerhalb derjenigen Schichtencomplexe der Zellhaut, welche man als Specialmutterzellen zu bezeichnen pflegt, bildet jeder Protoplasmakörper um sich eine neue Zellhaut, bevor die Mutterzellhaut zerstört wird (Fig. 34).

Die Erneuerung der Haut einer Zelle kann aber auch dadurch herbeigeführt werden, dass äussere Schichtencomplexe kein weiteres Wachsthum mehr erfahren, während innere

1) Die Theorie des Wachsthums der Zellhaut (wie aller organisirten Gebilde) durch Intussusception wurde von Nägeli begründet, zuerst in seiner grossen Arbeit über die Stärkekörner (1858). Vergl. auch Sachs, Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen § 114.

Schichten derselben Haut durch Intussusception sich vergrössern. So ist die Zellhaut der Sporen und Pollenkörner ursprünglich ein durch Einlagerung wachsendes Ganzes; durch nachträgliche innere Differenzirung bilden sich Schichtencomplexe (Schalen) von verschie-

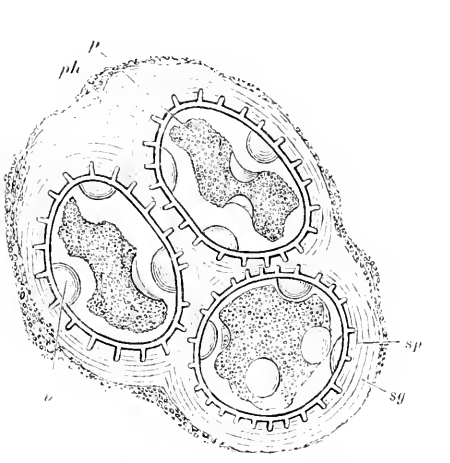



Fig. 34. Pollenmutterzellen von Cucurbita Pepo: *sg* die in Auflösung begriffenen äusseren gemeinsamen Schichten der Mutterzelle, *sp* die sogen. Specialmutterzellen, bestehend aus Schichtencomplexen der Mutterzelle, welche die jungen Pollenzellen umgeben; auch sie werden später aufgelöst; *ph* die Haut der Pollenzelle, ihre Stachel wachsen nach aussen und durchbohren die Specialmutterzelle; *i* halbkugelige Zellstoffablagerungen an der Pollenzellhaut, aus denen sich später die Pollenschläuche bilden; *p* der contrahirte Protoplasmakörper der Pollenzelle (das Präparat war durch Zerschneiden einer seit Monaten in absolutem Alkohol liegenden Anthere gewonnen. (550).

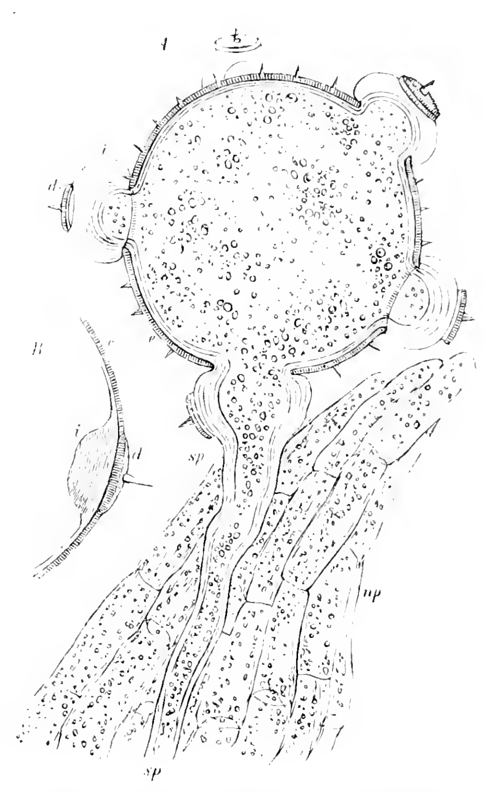



Fig. 35. *A* ein keimendes Pollenkorn von Cucurbita Pepo, welches einen Pollenschlauch *sp* in eine Narbenpapille *np* hineintreibt. Die Zellenhaut des Pollenkorns besteht aus einer cuticularisirten Exine (*e*) und einer fortbildungsfähigen Intine (*i*); die letztere ist an bestimmten Stellen sehr verdickt. (*B*, *i*); auf jeder Verdickungsmasse bildet die Exine einen runden Deckel (*d*); wenn das Korn sich zur Keimung vorbereitet, so quellen die dicken Stellen der Intine, sich umstülpend, heraus und heben die Deckelstücke der Exine ab; aus einer oder zweien dieser Verdickungsmassen bilden sich Pollenschläuche (550).

denem chemischem und physikalischem Verhalten; die äussere feste cuticularisirte Schale (das Exosporium, Exine) bleibt später unverändert, sie wird als Hülle abgeworfen, während ein innerer Schichtencomplex (das Endosporium im einen, die Intine im andern Falle) bei der Keimung der Sporen und Pollenkörner ein neues Wachsthum beginnt. Aehnlich ist der Vorgang bei manchen Fadenalgen (Rivularieen und Scytonemeen), wo nach und nach eine grosse Zahl von in einander geschachtelten Zellhäuten gebildet wird, indem von Zeit zu Zeit die älteren Schichtencomplexe zu wachsen aufhören und von dem fortwachsenden Faden durchbrochen werden, indem derselbe neue Zellhautschichten bildet (vergl. Nägeli und Schwendener: das Mikroskop II. p. 551). Es bedarf kaum der Erwähnung, dass derartige Erscheinungen dem Wachsthum der Zellhaut durch Intussusception nicht widersprechen, sondern nur besondere Modificationen des Zellenlebens überhaupt darstellen.

e) Differenzirung der Zellhaut in chemisch und physikalisch verschiedene Schichtencomplexe oder Schalenbildung.

Sehr junge und dünne, noch in raschem Wachsthum begriffene Zellhäute, sowie auch viele ältere sind in ihrer ganzen Dicke aus sogenanntem reinem Zellstoff gebildet, d. h. sie

sind von Wasser leicht durchdringbar, wenig dehnsam und quellbar, sehr elastisch, farblos, in Schwefelsäure löslich; mit Jod und Schwefelsäure, durch Jodchlorzink, selten mit Jodlösungen allein (Sporenschläuche der Flechten) nehmen sie intensiv blaue Färbung an. Neben diesen gemeinsamen Eigenschaften können sie, je nach der Natur der Zelle, noch manche besondere Reactionen zeigen. So verhalten sich unter den älteren ausgewachsenen Zellen die meisten saftreichen dünnwandigen Parenchymzellen höherer Pflanzen, viele dickwandige Algenzellen und, mit Ausnahme der Bläuung durch Jod und Schwefelsäure und Jodchlorzink, auch die meisten Pilz- und Flechtenfäden.

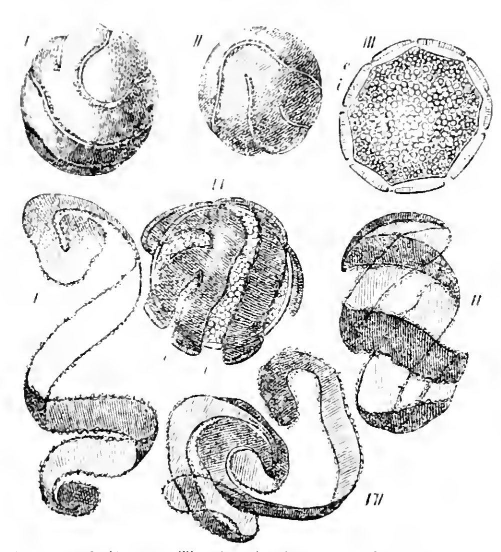


Fig. 36. Pollen von Thunbergia alata (550). *I* und *II* in concentrirter Schwefelsäure, *IV*, *V*, *VII* ebenso nach Auflösung der Intine; zuweilen verlaufen die Spalten der Exine so, dass hierbei isolirte Stücke derselben abfallen, entsprechend den Deckeln der Exine anderer Pollenkörner, z. B. von Cucurbita. *III* in Jodchlorzinklösung, optischer Durchschnitt, *VI* in starker Kalilösung; *e* Exine, *i* Intine. — Die Spalten der Exine entstehen offenbar durch nachträgliche innere Differenzirung, ähnlich wie bei der Bildung der Elateren aus der sogen. Specialmutterzelle der Sporen von Equisetum (vergl. II. Buch, Equiseten).

Bei stärker verdickten Zellen (selten bei ziemlich dünnen, z. B. manchen Korkzellen) zeigen ganze Schichtencomplexe ein chemisch und physikalisch verschiedenes Verhalten, so dass die Zellhaut in zwei bis mehr Schalen[1] eingetheilt erscheint, deren jede selbst wieder zahlreiche Schichten und die beschriebene Streifung zeigen kann. Bei frei liegenden eines Schutzes bedürftigen Zellen (Pollen, Sporen) oder solchen, die selbst zum Schutze anderer Gewebe da sind (Kork), ist eine äussere, mehr oder minder dicke Schale jeder Zellhaut verkorkt oder cuticularisirt; sind die Zellen dazu bestimmt, ein festes Gerüst oder Gehäuse zu bilden (Holzzellen), so sind äussere Schichtencomplexe verholzt; in anderen Fällen dagegen sind die äusseren Schichten, seltener die inneren verschleimt. Gewöhnlich ist in allen drei Fällen eine innere Schicht der Haut vorhanden, welche die oben genannten »Zellstoffreactionen« erkennen lässt, während die verkorkten und verholzten Schalen der Zellhaut nach vorgängiger Behandlung mit Alkalien oder mit Salpetersäure in den Stand gesetzt werden, jene Reaction ebenfalls zu zeigen; die verschleimten Schichten sind dessen meist unfähig.

Manche der hier einschlägigen morphologischen Verhältnisse finden ihre Erörterung erst bei der Betrachtung der Gewebebildung, auch trete ich hier in eine Charakteristik der chemischen Verhältnisse der Zellhaut nicht ein; die hier angegebenen Reactionen sollen nicht eigentlich chemische Erkennungsmittel sein, sondern nur die morphologische Differenzirung erkennen lassen. Die Beschreibung einiger Beispiele wird den Anfänger hinreichend orientiren.

Der Pollen von Thunbergia alata (Fig. 36) zeigt, dass die verschiedene Ausbildung zweier Schichtencomplexe einer Haut so weit gehen kann, dass die cuticularisirte Schicht (hier Exine

---

1) Es dürfte sich gewiss empfehlen, den Ausdruck »Schichten« nur in dem unter d) erörterten Sinne zu brauchen, wobei es nur auf eine regelmässig wechselnde Differenz des Wasserreichthums ankommt, wie bei den Streifungslamellen; dann aber muss man für die hier betrachteten Bildungen einen anderen Namen haben; der Ausdruck »Schalen« scheint mir durchaus entsprechend.

genannt) sich von der nicht cuticularisirten, noch wachsthumfähigen Schale (hier als Intine bezeichnet) wirklich trennen lässt, wodurch sie durch vorgebildete Spalten meist in ein oder zwei Schraubenbänder zerreisst. Künstlich kann dies herbeigeführt werden, wenn man diese Pollenkörner in concentrirte Schwefelsäure oder Kalilösung legt; die Exine färbt sich alsdann sehr schön roth, während die Intine im ersten Fall sich auflöst und im zweiten Fall ein wenig quillt und farblos bleibt. Auch bei der Keimung vieler Sporen (z. B. Spirogyra, Laubmoose u. a.) wird das cuticularisirte Exosporium von dem sich weiter entwickelnden Endosporium völlig getrennt und abgestreift; ihrer Entwickelung nach sind beide aber, der Exine und Intine des Pollenkornes entsprechend, nur Schichtencomplexe einer Zellhaut, die eine verschiedene chemisch-physikalische Beschaffenheit haben.

Bei den Epidermiszellen trifft die Cuticularisirung entweder eine Schale der Aussenwandung, oder sie greift in die Seitenwandungen ein, wie es z. B. in ganz exquisiter Weise an der Unterseite der Blattnerven von Ilex Aquifolium zu sehen ist. Behandelt man einen sehr dünnen Querschnitt (Fig. 37 A) mit Jodchlorzinklösung und wendet eine sehr starke Vergrösserung (800) an, so erscheint jede Epidermiszellhaut aus zwei Schalen zusammengesetzt, deren innere, weichere, quellungsfähigere (*c*) sich dunkelblau färbt, während eine äussere Schale diese Farbe nicht annimmt. Diese letztere zeigt sich aber selbst noch aus zwei chemisch verschiedenen Lagen gebildet: einer inneren (*b*), welche sich gelb färbt und zwischen die Zellen seitlich eindringt (*b'*), und einer äusseren, welche farblos bleibt (*a*) und continuirlich über die Zellen hinläuft (die sogen. echte Cuticula); zwischen beiden bemerkt man noch eine Grenzzone, die sich bei bestimmter Einstellung des Mikroskops wie ein Schatten hinzieht. Sowohl die Innenschale, welche sich blau färbt, als die cuticularisirte Substanz sind aus mehreren Schichten in dem unter d) genannten Sinne gebildet; jede umfasst einen Schichtencomplex. An der letzteren tritt ausserdem noch die radiale lamellöse Structur (Streifung) deutlicher hervor, wie Fig. 37 *A* bei *a b* zeigt; diese radialen Linien sind nicht, wie man früher glaubte, Poren, sondern die Queransichten von Lamellen; dieselben sind in Fig. 37 *B*, *s*, einer Flächenansicht der Cuticula, als Streifen zu sehen, die, der Länge der Blattnerven folgend, über die Querwände der Zellen (*q*) hinziehen.

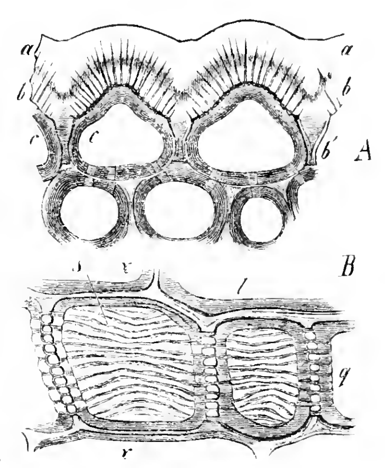


Fig. 37. Epidermis der Blattmittelnerven von Ilex aquifolium: *A* Querschnitt, *B* Flächenansicht von aussen (siehe den Text).

Ein Beispiel stark verholzter und in drei Schalen eingetheilter Zellwände findet man in den dunkelbraunwandigen Sclerenchymzellen, welche die festen Bänder zwischen den Gefässbündeln im Stamm von Pteris aquilina (Fig. 38) zusammensetzen. Die sehr dicke Wandung zwischen zwei Zellen enthält eine mittlere, harte, tiefbraun gefärbte Lamelle (*a*); auf diese folgt jederseits eine hellbraune, mehr hornartige Schale (*b*); sie umschliesst eine dritte, ebenfalls hellbraune Schale. Durch Kochen in Salpetersäure mit chlorsaurem Kali wird die erste (*a*) aufgelost, die Zellen daher isolirt (vergl. Fig. 28), die beiden anderen Schalen der Wand (*b* und *c*) bleiben bei dieser Mazeration erhalten, werden aber entfärbt, dabei zeigt sich die Schicht *c* zusammengesetzt aus einigen wasserreichen und wasserarmen Schichten (Fig. 28 *C*, *c*). Auch bei der Behandlung mit concentrirter Schwefelsäure verhalten sich die drei Schalen verschieden; *a* wird dunkelrothbraun und quillt nicht oder nur wenig auf; *b* quillt in radialer Richtung, wird dicker; *c* quillt in radialer, tangentialer und longitudinaler Richtung (vergl. Fig. 38 *C*, *c* und *D*, *c*); an Querschnitten reisst *c* von *b* ab; und windet sich wurmartig (*C*), an Längsschnitten wird es wellig hin- und hergebogen (*D*).

An den echten Holzzellen, z. B. bei Pinus sylvestris (Fig. 24 *A*) unterscheidet man ebenfalls gewöhnlich drei Schalen: eine mittlere (Fig. 24 *A*, *m*), eine darauf folgende dickere *z*, eine innere *i*; die beiden ersteren färben sich mit Jodlösungen und mit Jod und Schwefelsäure gelb, die innerste mit dem letzteren Reagens blau; *z* und *i* werden in concentrirter Schwefelsäure aufgelöst, und die Mittellamelle *m* bleibt übrig; auch hier beruht die Isolirbarkeit der Zellen auf dem Umstand, dass die Mittellamelle *m* durch Kochen in Salpetersäure mit chlorsaurem Kali aufgelöst wird; die isolirten Zellen bestehen also nur noch aus den beiden inneren Schalen. — Bei vielen Holzzellen (Libriformfasern Sanio's) bilden innere Verdickungsschichten eine Schale von knorpeliger, gallertartiger Consistenz (so z. B. im Holz vieler Papilionaceen).

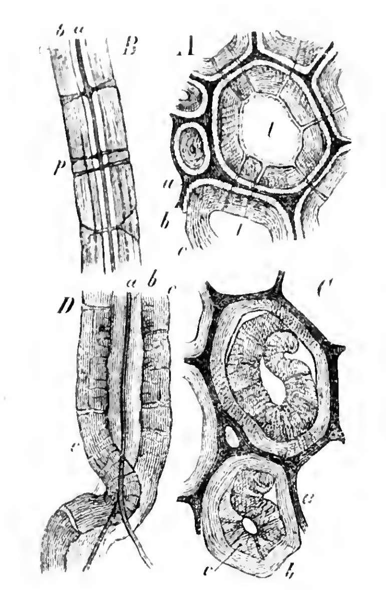



Fig. 38. Pteris aquilina, Structur des braunwandigen Sclerenchyms im Stamm (550), *A* frischer dunner Querschnitt, *B* die Längswand zwischen zwei Zellen, frisch (am unteren Ende ein gewundener Tupfelcanal); *C* Querschnitt in concentr. Schwefelsaure, *D* Längsschnitt der Wandung in Schwefelsaure: *a* die mittlere Lamelle der Wand, *b* zweite Schale, *c* dritte, innere Schale der Haut; *p* Porencanäle, *l* Lumen der Zelle.

Wenn die äusseren Schichten von gewebeartig verbundenen Zellen gallertartig oder schleimig werden, so verwischt sich leicht die Grenzlinie derselben, und es kann den Anschein gewinnen, als ob die von der inneren nicht verschleimten Schale umschlossenen Zellen in einer homogenen Gallerte, als Grundmasse, eingebettet lägen; diese letztere ist es, welche früher vorzugsweise zu der Theorie der »Intercellularsubstanz« Anlass gab, worauf wir noch zurückkommen. Dieses Verhalten findet sich im Gewebe mancher Fucaceen, aber auch im Endosperm von Ceratonia Siliqua (Fig. 39); *c c* sind die ganz verschleimten und verschwommenen äusseren Zellhautschichten der Zellen *a*, deren innere Schicht als stark lichtbrechende Schale erscheint. Im trockenen Zustand ist die verschleimte Masse fast hornig, sie quillt in Wasser mit Kalilösung stark auf; mit Jod und Schwefelsäure färbt sie sich nicht, die scharf begrenzte Schicht wird blau. — Auch an frei liegenden Zellen können zahlreiche Hautschichten eine schleimartige Schale bilden, die bei den Sporen von Pilularia (Fig. 33) und Marsilia besonders schön ausgebildet ist. In der Sporenfrucht dieser Pflanzen sind gewisse Parenchymmassen vorhanden, deren Zellhäute auf der Innenseite verschleimen; trocken sind die verschleimten Massen fest und hornig, nehmen aber so viel Wasser auf, dass sie ihr Volumen um das Mehrhundertfache steigern und die Fruchtschale sprengen (II. Buch, Rhizocarpeen). Auf einer ähnlichen Verschleimung innerer Zellhautschichten, während eine äussere dünne und cuticularische Schale resistent bleibt, beruht auch die Bildung des Lein- und Quittensamenschleimes. Die verschleimten inneren Verdickungsmassen der Samenepidermis ziehen das Wasser der Umgebung mit grosser Gewalt an, quellen damit stark auf, und indem sie die nicht quellungsfähige Cuticula zer-

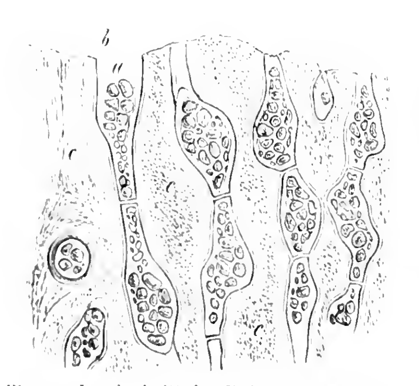



Fig. 39. Durchschnitt des Endosperms von Ceratonia Siliqua.

reissen, treten sie bei Gegenwart von wenig Wasser als hyaline Schicht den Samen umhullend hervor, um sich bei reichlicher Wasserzufuhr mehr und mehr als dunner Schleim zu diluiren. Aehnliches findet sich bei manchen anderen Samen, wie der Teesdalia nudicaulis, der Plantago Psyllium, so wie in den Samenhaaren der Ruellien, den Fruchtschalen von Salvia. — Der Traganthgummi besteht aus verschleimten Mark- und Markstrahlzellen des Astragalus creticus, A. Tragacantha und anderer Arten; wenn die Haute dieser Zellen verschleimen und durch reichliche Wasserzufuhr aufquellen, so dringen sie als schlupfrige Masse aus Stammspalten hervor, um ausserhalb zu einer hornigen, quellungsfahigen Masse zu vertrocknen. — Uebrigens können Pflanzenschleime auch auf andere Weise entstehen[1].

f) Unverbrennliche Einlagerungen kommen in jeder Zellhaut vor; Kalk und Kieselsäure lassen sich direct nachweisen; es ist aber kaum zweifelhaft, dass auch Kali, Natron, Magnesia, Eisen, Schwefelsäure u. a. in kleinen Mengen vorkommen. Mit dem Alter nimmt die Einlagerung von Kalksalzen und Kiesel zu. Die Einlagerung kann in zweierlei Art stattfinden; gewohnlich geschieht es so, dass die kleinsten Theilchen der unverbrennlichen Substanz regelmässig zwischen die Moleküle der organischen Zellhautsubstanz eingelagert sind, was man daraus erkennt, dass nach dem Glühen die Asche in der organisirten Form der Zellhaut (als Skelet) zurückbleibt; ausserdem können aber Kalksalze in Form zahlreicher sehr kleiner Krystalle in der Haut enthalten sein; sie liegen dann in der Zellhautsubstanz selbst eingebettet, zuweilen in besonderen Wucherungen derselben, welche in den Zellraum vorspringen und als Cystolithen bezeichnet werden.

Skelete von in schwachen Säuren löslicher Substanz[2]) (gewöhnlich als Kalk betrachtet) werden durch Verbrennung sehr dünner Gewebeschichten auf Glas oder Platinblech gewonnen; sie kommen so allgemein vor, dass es unnöthig ist, Beispiele anzuführen; von ganzen Gefässzellen erhielt ich bei Cucurbita Pepo schöne Kalkskelete. — Kieselskelete erhält man am haufigsten aus Epidermiszellen und den Diatomaceen; doch kommen auch im Inneren der Gewebe verkieselte Häute vor [Blätter von Ficus Sycomorus, Fagus sylvatica, Quercus suber, Deutzia scabra, Phragmites communis, Ceratonia siliqua, Magnolia grandiflora u. a. nach H. v. Mohl[3]]). Die Verkieselung trifft gewöhnlich nicht die ganze Dicke der Zellhaut, sondern nur eine äussere Schale derselben, so bei Epidermiszellen die cuticularisirten Theile. Um schöne Skelete zu gewinnen, ist es nöthig, die abgezogene Epidermis oder dünne Schnitte zuvor mit Salpetersäure oder Salzsäure auszulaugen und sie dann auf Platinblech zu verbrennen. Ich habe eine andere Methode noch viel bequemer gefunden; ich lege grössere Stücke des Gewebes (z. B. von Grasblättern, Equisetenstengeln u. s. w.) auf Platinblech in einen grossen Tropfen concentrirte Schwefelsäure und erhitze über der Flamme; die Säure wird sofort schwarz, es erfolgt eine heftige Gasbildung; man glüht so lange, bis nur die reine, weisse Asche übrig bleibt. Dies tritt hier sehr bald ein, während das Einäschern sonst meist sehr zeitraubend ist und oft keine ganz farblosen Skelete liefert. (Ueber die der Zellhaut zuweilen eingelagerten Krystalle vergl. unten § 11).

**§ 5. Protoplasma und Zellkern[4].** Nachdem bereits im Vorausgehenden die Bedeutung des Protoplasma als des eigentlichen lebendigen Leibes

---

1) Vergl. ferner Frank: über die anatom. Bedeutung und die Entstehung der veget. Schleime. Jahrb. f. wiss. Bot. V. 1866.

2) Die in der Asche vorkommenden Salze sind z. Th. Verbrennungsproduct. Kohlensaure Salze konnen durch Verbrennung von pflanzensauren Salzen entstanden sein. Da eine starke Glühhitze nöthig ist, so können leicht flüchtige Chloride (Kochsalz, Chlorkalium) aus der Asche verschwunden sein; u. s. w.

3) H. v. Mohl: über das Kieselskelet lebender Pflanzenzellen in: Botan. Zeitung 1861. Nr. 30 ff. — Rosonoff: Botan. Zeitg. 1871. Nr. 44, 45.

4) H. v. Mohl: Botan. Zeitg. 1844, p. 273, und 1855, p. 689. — Unger: Anatomie und Physiologie der Pflanzen. 1855, p. 274. — Nägeli: Pflanzenphysiol. Untersuchungen. Zürich. Heft I. — Brücke: Wiener akad. Berichte. 1861, p. 408 ff. — Max Schultze: über das Proto-

der Zelle hinreichend hervorgehoben worden ist, soll hier nur noch das Nöthige über seine chemische und physikalische Beschaffenheit, sowie über seine Structur und Bewegungen mitgetheilt werden. Das Protoplasma besteht aus einem Gemenge von wahrscheinlich verschiedenen Eiweissstoffen mit Wasser und geringen Quantitäten unverbrennlicher Stoffe (Asche). In den meisten Fällen enthält es, wie man aus physiologischen Gründen schliessen darf, noch beträchtliche Mengen anderer organischer Verbindungen, die wahrscheinlich den Reihen der Kohlehydrate und Fette angehören. Diese Beimengungen sind in unsichtbaren Formen in seiner Masse vertheilt, nicht selten aber schliesst es sichtbare körnige Bildungen von Stärke und Fetten ein, die aber eher oder später verschwinden, oder sich mehren können. Sehr gewöhnlich ist das lebhaft vegetirende Protoplasma, welches an und für sich farblos und hyalin ist, durch zahlreiche kleine Körnchen getrübt, die wahrscheinlich aus kleinen Fetttröpfchen bestehen. — Das Protoplasma, wie es gewöhnlich vorgefunden wird, darf daher als wirkendes Protoplasma mit wechselnden Beimengungen verschiedener bildungsfähiger Stoffe (Metaplasma nach Hanstein) betrachtet werden. — Die Consistenz des Protoplasma ist in verschiedenen Fällen und bei demselben Protoplasmakörper zu verschiedenen Zeiten sehr variabel. Häufig erscheint es als eine weiche, plastische, zähe, unelastische, sehr dehnsame Masse; in anderen Fällen ist es mehr gallertartig, zuweilen steif, brüchig (in Keimen ruhender Samen), sehr häufig aber macht es äusserlich den Eindruck einer Flüssigkeit. Alle diese Zustände rühren wesentlich von der Quantität des aufgenommenen Wassers her. So gross aber auch die Wassermenge und dem entsprechend die Aehnlichkeit mit einer Flüssigkeit sein mag, so ist das Protoplasma doch niemals eine Flüssigkeit, selbst die gewöhnlichen teigigen, schleimigen, gallertartigen Zustände anderer Körper können mit ihm nur ganz äusserlich verglichen werden. Denn das lebende und lebensfähige Protoplasma ist mit inneren Kräften und dem entsprechend mit einer inneren und äusserlichen Veränderlichkeit ausgestattet, welche jedem anderen bekannten Gebilde fehlen; die in ihm thätigen Molecularkräfte können nicht ohne Weiteres mit denen irgend einer anderen Substanz verglichen werden[1]. Die Fähigkeit des Protoplasma, durch in ihm selbst frei werdende Kräfte bestimmte äussere Formen anzunehmen und diese zu verändern, so wie seine Fähigkeit, chemisch und physikalisch verschiedene Substanzen nach bestimmten Gesetzen abzuscheiden, ist die nächste Ursache der Zellbildung und jedes organisatorischen Vorgangs.

Das in Lebensthätigkeit begriffene, meist wasserreiche Protoplasma zeigt einerseits eine innere Differenzirung seiner Substanz in Schichten und Portionen von verschiedener Consistenz und chemischer Beschaffenheit; andrerseits nimmt es bestimmte Gestalten an, es umgrenzt sich mit Flächen von bestimmter, meist sehr veränderlicher Form.

Die innere Differenzirung des Protoplasma macht sich ganz allgemein dadurch geltend, dass eine äussere, hyaline, wie es scheint festere, meist sehr dünne

plasma der Rhizopoden und Pflanzenzellen. Leipzig 1863. — De Bary: die Mycetozoen. Leipzig 1864. — Hofmeister: die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig 1867. — Hanstein: Sitzungsberichte d. niederrh. Ges. in Bonn. 19. Dec. 1870.

1) Weiteres hierüber siehe im III. Buch und in meinem Handbuch der Experimentalphysiol. Leipzig 1865. § 116.

Schicht die innere Masse umgiebt, doch so, dass beide in innigster Continuität bleiben. Jede Portion eines Protoplasmakörpers umgiebt sich, wenn sie isolirt wird, sofort mit einer solchen »Hautschicht«. Ebenso allgemein ist es, dass im Innern sich ein Quantum des flüssigen Saftes, der seine Substanz überall durchtränkt, in Form von Tropfen (Vacuolen) aussondert; ist das Protoplasma in einer wachsenden Zelle enthalten, so vergrössern sich diese Vacuolen in dem Maasse, wie die Zelle wächst, und der Protoplasmakörper wird zu einem mit wässrigem Saft erfüllten Sacke. Eine der häufigsten inneren Differenzirungen des jungen, sich als besonderes Individuum constituirenden Protoplasmakörpers macht sich durch die Bildung des Zellkernes bemerklich. Die Substanz desselben ist anfänglich mit der übrigen Protoplasmasubstanz gemengt, und seine Bildung ist wesentlich nichts Anderes, als die Ansammlung gewisser Protoplasmatheilchen um ein Centrum, welches meist auch das Centrum des ganzen Protoplasmakörpers ist. Einmal vorhanden, kann der Zellkern (dessen chemische Beschaffenheit, soweit die Beobachtungen reichen, der des Protoplasma überhaupt noch sehr nahe steht), sich schärfer abgrenzen, er kann selbst eine »Hautschicht« bilden, auch in ihm können Vacuolen und körnige Bildungen (die Kernkörperchen) sich aussondern. Der Zellkern bleibt aber immer ein Theil des Protoplasmakörpers: er ist ihm immer eingebettet; sehr häufig löst er sich nach kurzem Bestande im Protoplasma wieder auf, d. h. seine Substanz vermengt sich mit diesem (z. B. bei Zellen, die sich mehrmals theilen, wie auf Seite 14); in den Schläuchen der Characeen verschwindet der Kern für immer, wenn die Strömung des Protoplasma beginnt[1]. — Eine ebenfalls sehr häufige Differenzirung der Substanz des Protoplasma besteht darin, dass sich einzelne Portionen desselben, unter Abgrenzung in bestimmter Form, grün färben und die Chlorophyllgebilde darstellen, die gleich dem Zellkern nicht nur aus dem Protoplasma entstehen, sondern auch immer als Theile des Protoplasmakörpers fortbestehen. Da sie indessen eine eingehendere Betrachtung erfordern, so sollen sie hier nur erwähnt sein; der folgende Paragraph ist ihnen speciell gewidmet.

Die äussere Gestaltung des Protoplasma zu einem bestimmt geformten Körper kann auf zwei Fälle zurückgeführt werden: entweder streben die einzelnen kleinsten Theile desselben, sich concentrisch um einen gemeinsamen Mittelpunct zu gruppiren, oder aber es findet eine innere Bewegung statt, welche dahin führt, den Protoplasmakörper nach irgend einer Richtung hin zu verlängern, die centripetale Anordnung aufzuheben. Jenes tritt im Allgemeinen bei der Bildung neuer Zellen, dieses bei dem Wachsthum derselben ein.

Die Bewegungen der kleinsten Theile des Protoplasma, welche die Gruppirung und Gestaltung desselben bei der Zellbildung und dem Zellwachsthum vermitteln, sind gewöhnlich so langsam, dass sie selbst bei sehr starken Vergrösserungen nicht gesehen werden. Viel raschere und bei sehr starken Vergrösserungen sogar rapid erscheinende Bewegungen finden in bereits geformten Zellen, mehr oder weniger unabhängig vom Wachsthum, diesem vorausgehend (wie bei den Schwärmsporen) oder ihm nachfolgend, statt. An das Aeusserliche der Erscheinung sich haltend, kann man folgende Formen derartiger Bewegungen unterscheiden: A) Bewegungen nackter, hautloser Protoplasmakörper. 1) Das Schwimmen der Schwärmsporen und Spermatozoiden; es ist dadurch charakterisirt, dass der nackte Protoplasmakörper, die Schwärmspore und das Spermatozoid seine äussere

Form nicht ändert, während bewegliche schwingende Cilien, die selbst wahrscheinlich dünne Protoplasmafäden sind, Rotation um die Längsaxe und zugleich eine fortschreitende Bewegung im Wasser bewirken. — 2) Amöbenbewegung: sie besteht in lebhaften Veränderungen der äusseren Umrisse nackter Protoplasmagebilde, der Myxoamöben und Plasmodien, die unter Wasser oder an der Luft auf einen festen, feuchten Körper gestützt, wie fliessend, schiebend und ziehend hinkriechen; innerhalb der Hauptmasse, wie der aus ihr hervortretenden Fortsätze findet »strömende« Bewegung statt. — B) Bewegungen des Protoplasma innerhalb der Zellhaut; sie tritt ein, nachdem der Protoplasmakörper der Zelle einen grösseren Saftraum gebildet hat und dauert häufig nach Aufhören des Wachsthums der Zelle bis zum Lebensende derselben fort. 3) Als Circulation bezeichnet man die Bewegungen, wenn von dem wandständigen Protoplasma ausgehend Stränge und Bänder zu dem den Kern umhüllenden Protoplasma hinlaufen, oft frei durch den Saftraum ausgespannt; man unterscheidet dabei Massenbewegungen grösserer Protoplasmaportionen und »strömende« Bewegung der Substanz in diesen selbst; jene bestehen in Anhäufung oder Verminderung des Wandbeleges bald hier, bald dort, Wanderungen des kernhaltigen Klumpens nach verschiedenen Richtungen und dem entsprechend verschiedener Gruppirung der Stränge; innerhalb dieser Gebilde des Zellenleibes selbst finden »Strömungen« statt, die an der Bewegung der eingeschlossenen Körnchen sichtbar werden; oft in entgegengesetzter Richtung innerhalb desselben dünnen Stranges. In Zellen niederer und höherer Pflanzen, welche reich an Protoplasma und Saft, aber arm an körnigen Einschlüssen sind, ist die Circulation eine sehr verbreitete Erscheinung, besonders deutlich in den Haaren. 4) Rotation nennt man die Bewegung dann, wenn die ganze Masse des einen Saftraum einschliessenden Protoplasma an der Zellwand wie ein dicker in sich selbst geschlossener Strom sich hinbewegt und die in ihm enthaltenen Körnchen und Körner mit fortführt. So bei manchen Wasserpflanzen: Characeen, Vallisneria, Wurzelhaare von Hydrocharis u. a.

a) Das Protoplasma zeigt zweierlei Zustände, die man als den lebenden und todten unterscheiden darf; der erstere wird durch die verschiedensten chemischen und mechanischen Eingriffe in den letzteren übergeführt; die Reactionen des lebenden Protoplasma gegen chemische Reagentien sind wesentlich andere, als die des todten, was allerdings nur dann wahrzunehmen ist, wenn die Reagentien nicht momentan auch die Tödtung herbeiführen. Lösungen verschiedener Farbstoffe, z. B. wässerige Lösungen von Blüthenfarben und Fruchtsäften, besonders auch schwach essigsaures Cochenilleextract vermögen das lebende Protoplasma nicht zu färben[1]); ist dieses aber vorher getödtet oder wird es durch dauernden Einfluss dieser Reagentien selbst seines lebensfähigen Zustandes beraubt, so nimmt es verhältnissmässig noch mehr Farbstoff als Lösungsmittel in sich auf; die ganze Substanz färbt sich viel intensiver als die dargebotene Lösung; ähnlich wirken Auflösungen von Jod in Wasser, in Alkohol, in Jodkalium und Glycerin; sie bewirken sämmtlich eine gelbe bis braune Färbung des Protoplasma, welche gesättigter ist, als die der Lösung selbst. — Wird Protoplasma zuerst mit Salpetersäure behandelt, der Ueberschuss dieser durch Wasser entfernt und Kalilösung zugesetzt, so färbt es sich tief gelb; mit einer Lösung von Kupfervitriol durchtränkt und dann mit Kali behandelt, wird es schön dunkelviolett. — Wasserarmes

1) Dem entsprechend ist auch in lebenden Zellen mit farbigem Saft das Protoplasma und der Kern ungefärbt; in anderen Fällen ist dagegen das Protoplasma durch einen in Wasser löslichen Farbstoff tingirt, der sich nicht im Zellsaft vorfindet (Florideen, Blüthen von Compositen).

Protoplasma mit viel concentrirter englischer Schwefelsäure behandelt, färbt sich schon rosenroth, ohne anfangs seine Form zu verändern; später schwindet diese Farbe sammt der Form, es zerfliesst. — Verdünnte Kalilösung (zuweilen auch Ammoniakflüssigkeit) lösen das Protoplasma auf oder zerstören wenigstens seine Form und machen es homogen durchsichtig. Lässt man dagegen Zellen mit charakteristisch geformtem Protoplasma in einer concentrirten Kalilösung liegen, so erhält sich die Form selbst wochenlang, es zerfliesst aber sofort auf Zusatz von Wasser. — Alle diese Reagentien sind in ihrer Gesammtheit zugleich charakteristisch für die echten Eiweissstoffe, wie Caseïn, Fibrin, Albumin, und man ist eben deshalb berechtigt anzunehmen, dass derartige Stoffe immer im Protoplasma enthalten sind. — Wenn in saftreichen Zellen der Protoplasmasack sehr dünn wird, so gewinnt er eine grössere Resistenz, er widersteht den genannten Lösungsmitteln mehr oder minder lange. — Auch in anderer Beziehung verhält sich das Protoplasma den Eiweissstoffen gleich; durch Erwärmung wasserreichen Protoplasmas auf mehr als 50° C. wird es getödtet, trüb, starr, es macht den Eindruck der Gerinnung; ähnlich wirken Alkohol, verdünnte Mineralsäuren. — Gegen alle Färbungs-, Lösungs-, Gerinnungsmittel verhält sich der Kern dem wasserreichen, lebenskräftigen Protoplasma gleich, oder er zeigt sich empfindlicher als dieses, zumal in jungen Zellen; in älteren kann er wohl auch resistenter sein.

Allen protoplasmatischen Gebilden liegt wahrscheinlich eine Substanz zu Grunde, welche farblos, homogen, ohne sichtbare Körnchen ist; sie allein sollte vielleicht den Namen Protoplasma führen oder doch als Grundsubstanz des Protoplasma unterschieden werden. Die feinen Körnchen, welche ihr so oft beigemengt sind, und die Manche für etwas Wesentliches hielten, sind wahrscheinlich feinzertheilte assimilirte Nahrungsstoffe, welche im Protoplasma eine weitere chemische Umsetzung finden; von jenen feinsten und feinen Körnchen bis zu den grösseren und grössten, welche deutlich als Fett und Stärke zu erkennen sind, giebt es alle Uebergänge. Homogenes, körnchenfreies Protoplasma findet man in den Cotyledonen ruhender Keime von Helianthus, in den Primordialblättern derer von Phaseolus; aus ihm bildet sich später Chlorophyll; hier ist das Protoplasma sehr wasserarm; aber auch das höchst wasserreiche rotirende in den Zellen von Vallisneria ist körnchenfrei, nur Zellkern und Chlorophyllkörner sind in ihm zu erkennen; bei der Entwickelung der Sporen von Equisetum (Fig. 10) sondern sich die feineren Körnchen wiederholt von dem homogenen Protoplasma, um sich in ihm wieder zu vertheilen. In manchen Fällen ist es aber mit körnigen und gefärbten Stoffen so überladen, dass man die farblose, hyaline Grundsubstanz nicht mehr unterscheidet, so z. B. bei den Eiern von Fucus (Fig. 2), den Zygosporen der Spirogyren (Fig. 6), bei vielen Sporen und Pollenkörnern[1]). In den Reservestoffbehältern trockener Samen (z. B. Cotyledonen der Erbse, Bohne) ist das Protoplasma oft selbst in kleine rundliche Körner zusammengezogen, zwischen denen die Stärkekörner liegen; dieser Zustand des Protoplasma wird weiter unten noch berührt werden.

b) Hautschicht, Vacuolen, Bewegung. Nackte Protoplasmakörper, wie die Plasmodien der Myxomyceten, manche Schwärmsporen, z. B. die von Vaucheria, lassen die »Hautschicht« bei hinreichender Vergrösserung als hyalinen Saum erkennen; bei den Schwärmsporen von Vaucheria ist dieser im optischen Durchschnitt deutlich radial gestreift, ähnlich wie manche Zellhäute; dasselbe fand Hofmeister (Handbuch I, p. 25) bei Plasmodien von Aethalium. Wahrscheinlich ist diese Hautschicht nichts Anderes als die reine, körnchenfreie Grundsubstanz des Protoplasma selbst, die auch den ganzen Körper darstellt, nur dass die weiter nach innen liegenden Partien mit Körnchen und Körnern durchsetzt sind; es folgt dies daraus, dass bei den amöbenartigen Bewegungen der Plasmodien die neuen Ausläufer immer zuerst von der Hautschicht allein dargestellt werden; erst wenn sie an Masse zunehmen, tritt die innere körnige Substanz in sie ein: noch deutlicher tritt dies

1) J. Hanstein bezeichnet die dem echten Protoplasma beigemengten und vielfachen Veränderungen unterliegenden Stoffe in ihrer Gesammtheit als »Metaplasma« (Botan. Zeitg. 1868, p. 710).

bei den aus verletzten Vaucheriaschläuchen in Wasser austretenden Protoplasmamassen hervor, die oft sofort zu Kugeln sich abrunden, nicht selten aber die amöbenartige Bewegung der Plasmodien selbst ($\frac{1}{2}$–1 Stunde lang zeigen Fig. 10). Diese Deutung der Hautschicht hindert keineswegs, dass sie dichter ist als die innere, mehr wasserreiche Substanz. Dass die Cohäsion in jedem Protoplasmakörper von aussen nach innen abnimmt, folgt aus der leichtern Beweglichkeit der innern Masse, was zumal bei den Plasmodien hervortritt,

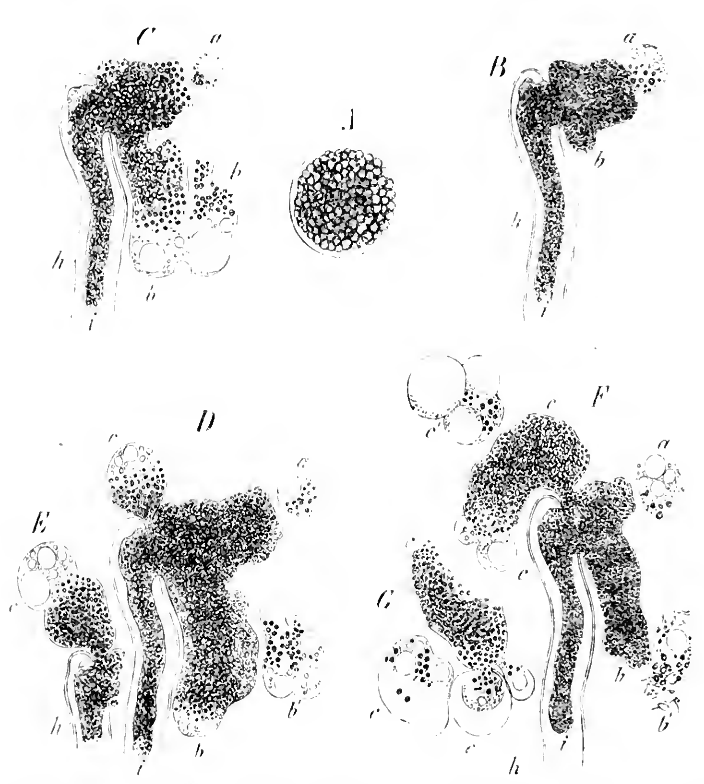



Fig. 10. *B* bis *G* Protoplasma aus einem verletzten Schlauch von Vaucheria terrestris langsam in Wasser austretend in verschiedenen auf einander folgenden Zuständen, in Zwischenräumen von etwa 5 Minuten. *h* die Zellhaut des zerrissenen Schlauches; *i* der noch im Schlauch befindliche Theil des Protoplasma; *a* in *B*, *C*, *D*, *F* eine sich abtrennende Protoplasmakugel, vacuolenbildend, dann zerfliessend (in *F*); *b* ein Zweig des Protoplasma, der die Masse *b'* absondert, diese in *D* isolirt, in *F* zerflossen, *c* und *c'* verhält sich ähnlich; *G* zeigt die weiteren Veränderungen des Theiles *c''* in *F*. — *A* ein frisch ausgetretener Protoplasmaklumpen, sphärisch gerundet, die Chlorophyllkörner liegen sämmtlich innen, hyalines Protoplasma umhüllt das Ganze als Hautschicht.

aber auch aus der Bildung der Vacuolen, die offenbar darauf beruht, dass ein Theil des im Protoplasma vorhandenen Wassers sich an inneren Puncten sammelt und hier endlich Tropfen bildet, was eine Ueberwindung der Cohäsion an diesen Puncten voraussetzt. Die hier vertretene Ansicht, wonach die hyaline, homogene Grundsubstanz selbst an jeder freien Begrenzungsfläche des Protoplasma als körnchenfreie Hautschicht auftritt, stimmt vollkommen mit der Annahme, dass auch jede Vacuole in einem soliden Protoplasmakörper, ebenso jeder durch den Saftraum hinlaufende Protoplasmastrang, endlich auch die Innenseite des den Saftraum umschliessenden Protoplasmasackes von einer Hautschicht begrenzt wird, wenn dieselbe auch so dünn ist, dass sie selbst bei starken Vergrösserungen nicht gesehen wird[1]).

[1]) Vergl. Hanstein: die Bewegungserscheinung des Zellkerns u. s. w. Sitzungsberichte der niederrh. Ges. Bonn, 19. Dec. 1870, p. 224.

Ist das Protoplasma nicht in einer Zellhaut eingeschlossen, so pflegen die Vacuolen klein und nicht zahlreich zu sein; bildet es dagegen eine Zellhaut und wächst die Zelle stark, so geschieht dies immer mit einer Vermehrung und Vergrösserung der Vacuolen (Fig. 1); nicht selten führt dies zu einem schaumartigen Zustand des Protoplasma, wo die Vacuolen nur durch dünne Protoplasmalamellen noch getrennt sind (Fig. 41 A); in anderen Fällen aber zertheilt sich die innere Protoplasmamasse einer Zelle in kleinere Portionen, deren jede eine grosse Vacuole einschliesst, die von einer dünnen Protoplasmahaut umgeben ist (Fig. 41 B, b); es sind dies die so häufig vorkommenden »Saftbläschen«, die zuweilen Chlorophyll- und andere Körner umschliessen und so Zellen ähnlich werden (nicht selten im Fleisch beerenartiger Früchte, in Geweben mit schleimigen Säften). — Wenn die stark wachsende Zelle kein neues Protoplasma bildet, d. h. wenn ihr Protoplasmakörper nicht entsprechend ernährt wird, so tritt in dem Maasse, als der Umfang der Zelle zunimmt, die Saftmasse sich vermehrt, die Quantität des Protoplasma zurück, und nicht selten bildet es einen direct nicht sichtbaren dünnen Sack, der zwischen Zellhaut und Zellsaft liegt, jene wie eine dünne Tapete auskleidend; erst durch Wasser entziehende Mittel, welche den Protoplasmasack (Primordialschlauch Mohl's) durch Contraction desselben von der Zellhaut ablösen, wird er sichtbar (Fig. 41 C, p). Die Bedeutung dieses dünnwandigen Protoplasmasackes, sein Zustandekommen durch Vermehrung und Vergrösserung der Vacuolen in einem anfangs soliden Protoplasmakörper, kann dem Leser nach Allem in §§ 1, 2 und 3, so wie nach Vergleichung von Fig. 1 mit Fig. 41 nicht mehr zweifelhaft sein.

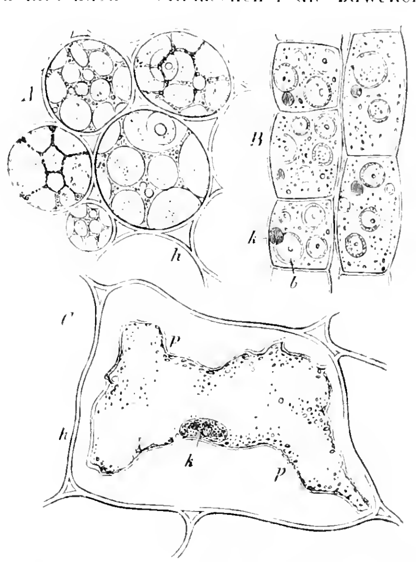



Fig. 41. Formen des in Zellen enthaltenen Protoplasma. A und B von Zea Mais; A Zellen aus der ersten Blattscheide einer Keimpflanze, B aus dem ersten Internodium derselben. C aus der Knolle von Helianthus tuberosus, nach Einwirkung von Jod und verdünnter Schwefelsäure. — h Zellhaut, k Zellkern, p Protoplasma.

In jüngeren Zellen, wo das Protoplasma noch eine dickere Schicht bildet, oder wo es ein von Vacuolen durchsetztes Netz darstellt, scheint seine Substanz, vielleicht mit Ausnahme der äussersten an der Zellhaut liegenden Schicht, immer in »strömender« Bewegung begriffen zu sein, die aber gewöhnlich sehr langsam ist. Bei vielen ausgewachsenen und grossen Zellen wird dieser Zustand permanent, wenn sie nicht zur Aufspeicherung assimilirter Stoffe dienen und der Protoplasmakörper hinreichend ernährt wird, um bei der Ausdehnung der Zelle nicht auf eine blosse dünne Haut herabzusinken. Zieht sich die ganze Protoplasmamasse an die Wand zurück, eine einzige grosse Vacuole (den Saftraum der Zelle) einschliessend, so können die Protoplasmatheilchen, sämmtlich nach einer Richtung hingleitend, einen continuirlichen breiten, die Zelle umkreisenden Strom bilden (Rotation), der immer so gerichtet ist, dass er den längsten Weg um den Zellraum beschreibt (Nägeli); Beispiele finden sich bei den Characeen, bei vielen anderen untergetauchten Wasserpflanzen, wie Vallisneria, Ceratophyllum, Hydrilleen, Wurzelhaare von Hydrocharis; der kugelige Zellkern, wenn er noch vorhanden ist (bei den Characeen verschwindet er bald), wird von der Strömung mit fortgeführt. Der einen grossen Saftraum umschliessende Protoplasmakörper kann aber auch netzartig vertheilte, leistenförmige Hervorragungen besitzen, deren Substanz nach verschiedenen Richtungen hin strömt; hierbei kann der Zellkern relativ ruhen und gewissermassen das Centrum der Bewegung bilden, oder er wird mit fortgeführt; derartige Fälle finden sich in den Haaren der Landpflanzen häufig genug (Brennhaare von

Urtica urens, Sternhaare von Althaea rosea); die strömenden Protoplasmastränge können aber auch den Saftraum der Zelle durchsetzen, nicht selten (z. B. Spirogyra, Haare von Cucurbita) ist der Zellkern alsdann in der Mitte desselben gelegen und von einem Protoplasmaklumpen umhüllt; die Stromfäden verbinden diesen mit dem die Zellhaut auskleidenden Protoplasmasack. Diese durch den Saftstrom frei ausgespannten Stränge oder Stromfäden mögen anfangs wohl aus den dünnen Protoplasmalamellen entstehen, welche in jüngeren rasch wachsenden Zellen die benachbarten Vacuolen noch trennen; wenn diese schliesslich zu einem einzigen Saftraume zusammenfliessen, mögen die dickeren Partien jener Lamellen (Fig. 4 *B*) als Stränge persistiren, ein mehr oder minder unregelmässiges Netz bildend, welches anfangs noch der Lage und Grösse der nun zusammengeflossenen Vacuolen entspricht, später aber bei weiterem Wachsthum der Zelle und vermöge der inneren Bewe-

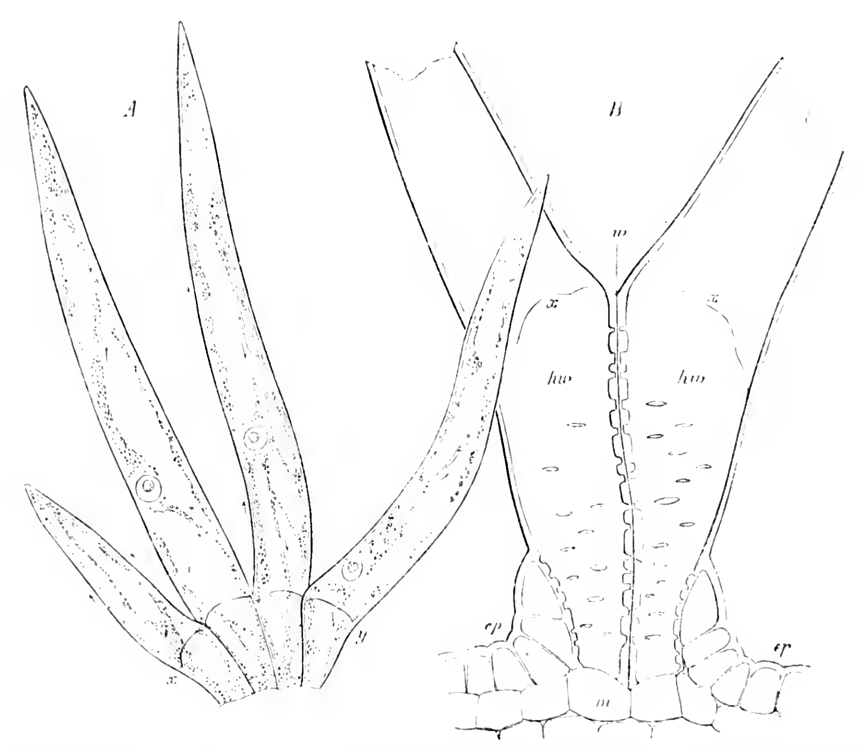



Fig. 12. *A* Sternhaar auf dem Kelch der jungen Blüthenknospe von Althaea rosea; am Protoplasmasack jeder Zelle liegen dickere Protoplasmaportionen, welche in strömender Bewegung (durch die Pfeile angedeutet) begriffen sind. *B* Epidermis *ep* mit dem Basalstück eines ausgewachsenen Sternhaares, den Bau der Wandung zeigend (550).

gungen des ganzen Protoplasmakörpers Verzerrungen und gänzliche Umgestaltung erleidet. Ausserdem treten aber auch neue Stränge auf, indem sich leistenförmige Partien (»Falten«) aus dem peripherischen Plasma oder selbst an dickeren Strängen erheben und sich endlich ablösen, wobei gleich anfangs beide Enden des neuen Stranges mit dem übrigen Protoplasmakörper verbunden sind und bleiben (die neuen Stränge wachsen nicht wie Zweige mit einem freien Ende hervor. Hanstein l. c. p. 224). Ebenso verschwinden einzelne Fäden, indem sie, beide Enden in Verbindung mit dem übrigen System behaltend, mit anderen Portionen des Protoplasmakörpers verschmelzen. Die Stränge bilden mit den kernhaltigen centralen und den die Zellwand auskleidenden Protoplasmamassen ein zusammenhängendes System, dessen einzelne Partien sich gegen einander verschieben können.

Neben diesen Verschiebungen grösserer Protoplasmaportionen einer mit Circulation begabten Zelle, in deren Folge das Wandplasma sich bald hier, bald dort mehr anhäuft oder vermindert, der kernhaltige Plasmaklumpen im Zellraum umherwandert und die Gruppirung und Form der Stränge sich entsprechend umgestaltet, wird aber noch eine andere Bewegungsform bei starken Vergrösserungen sichtbar, die mit jenen gewiss ursächlich verbunden ist, ohne dass man aber sagen könnte: wie. Im Wandplasma, dem kernhaltigen Klumpen, am deutlichsten in diesen Strängen sieht man die sehr kleinen, dem Protoplasma eingestreuten Körnchen, häufig auch kleine Chlorophyllkörner in »strömender« Bewegung, welche bei der starken Vergrösserung sogar reissend schnell erscheinen kann; es ist dabei jedoch nicht zu übersehen, dass bei einer z. B. 500 maligen Vergrösserung der Zelle auch die Geschwindigkeit der Bewegung auf das 500 fache gesteigert erscheint. Innerhalb eines oft sehr dünnen Stranges gleiten die Körnchen nicht selten in entgegengesetzten Richtungen neben einander hin. Chlorophyllkörnchen scheinen oft auf der Oberfläche dünner Stränge sich fortzuschieben; man darf es jedoch als gewiss annehmen, dass auch sie in der Substanz des Stranges eingeschlossen, aber stark hervorragend von einer nur sehr dünnen Lamelle derselben überzogen sind.

Jene Massenbewegung grösserer Protoplasmaportionen, auf welcher die verschiedene innere Gruppirung des plasmatischen Zellenleibes beruht, kann mit den Verschiebungen der Körpermasse verglichen werden, welche bei den nackten Amöben den äusseren Umriss verändert und ihre kriechende Bewegung erzeugt; bei dem circulirenden Protoplasma hindert die feste Zellhaut die äussere Umrissänderung wie die Ortsbewegung des Ganzen, der grosse innere Saftraum aber gestattet ähnliche Verschiebungen grösserer Portionen im Inneren. Die »strömende« Bewegung, die durch die eingebetteten Körnchen sichtbar wird, findet im kriechenden nackten Protoplasma der Amöben wie in dem eingekapselten circulirenden statt.

c) Der Zellkern. Dass sich der Zellkern, der den Muscineen und Gefässpflanzen niemals, den Thallophyten aber öfter fehlt, als ein Differenzirungsproduct des Protoplasmas darstellt, d. h. als ein geformter Theil des Protoplasma selbst betrachtet werden muss, geht nicht nur aus seinem chemischen Verhalten (s. oben unter a), sondern auch aus seiner Betheiligung an den Vorgängen der Zellbildung (vergl. § 3) zur Genüge hervor und braucht hier nicht mehr besonders bewiesen zu werden. Dagegen ist hervorzuheben, dass er, einmal gebildet, einen charakteristisch geformten Theil der Zelle darstellt, der bis zu einem gewissen Grade seine eigene Entwickelung besitzt. Anfangs ist der Kern immer ein homogener rundlicher Körper von protoplasmatischer Substanz; später wird seine Oberfläche fester, ohne dass sie indessen als besondere Haut sich darstellt; im Innern treten gewöhnlich 1—2, zuweilen mehr grössere Körnchen auf, die sogen. Kernkörperchen, die aber nicht selten ganz fehlen. Meist erlangt der Zellkern bei solcher Entstehung in der jungen Zelle schon seine bleibende Grösse, oder doch nahezu, sein Wachsthum ist niemals dem der Zelle proportional; in jungen Gewebezellen (Fig. 1) nimmt er meist einen grossen Theil des Zellraumes ein, in ausgewachsenen ist seine Masse gegen die der ganzen Zelle verschwindend klein. Gewöhnlich bleibt seine weitere Ausbildung auch bei der schärferen Umgrenzung durch eine festere Aussenschicht, der Bildung von kleinen Vacuolen und Kernkörperchen stehen; nur selten wächst er längere Zeit, es sammelt sich mehr Vacuolenflüssigkeit im Inneren; seine Substanz kann schaumig werden, und es kommt sogar vor, dass dieselbe strömend sich bewegt, im Innern der festeren Hüllschicht sich eine Circulation wie in einer Zelle herstellt.[1] Der Zellkern bleibt immer von der Substanz des Protoplasma eingeschlossen; wird dieses vacuolig oder nimmt es den beschriebenen Zustand der Circulation an, so bleibt der Kern von einer Hülle oder einem dickeren Klumpen von Protoplasma umhüllt, welche durch die zwischen den Vacuolen liegenden Lamellen,

---

1) In jungen Haaren von Hyoscyamus niger nach A. Weiss in Sitzungsber. der kaiserl. Akad. der Wiss. Wien 1866, Bd. LIV, Juliheft.

resp. durch die Stromfäden mit dem wandständigen Protoplasmasack in Verbindung steht. Den Verschiebungen und Wandungen der ihn einschliessenden Protoplasmaportion folgt der Zellkern anscheinend passiv; er erleidet unter dem Druck und Zug der beweglichen Massen sogar Formänderungen, die unter den Augen des Beobachters vorübergehen. »Während der Bewegung, sagt Hanstein (l. c. p. 226) treffend, sind und bleiben die Plasmabänder ... sehr straff gespannt, so dass die Kernhülle von denselben zu scharfen Ecken ausgezogen wird. Es sieht aus, als werde der Kern (sammt seiner Hülle nämlich) wie ein Fahrzeug zwischen ringsgespannten Tauen herum bugsirt. Indem aber während dieses Bugsirens die Bänder selbst ihre Richtung und Gestalt wechseln, muss selbstverständlich die Kernhülle, sofern jene aus dieser entspringen, ihre Form ebenfalls ändern. Aber nicht allein die Kernhülle thut es, sondern auch der Kern selbst. Derselbe ist während der Zeit seiner Wanderung niemals kugelförmig, oder von ähnlicher regelmässiger Form, sondern unregelmässig länglich und zwar meist in der Richtung seines jeweiligen Weges gestreckt.« Diese Gestaltsveränderung des Kerns wird auch an der Verschiebung des Kernkörperchens innerhalb seiner Masse kenntlich.

§ 6. **Die Chlorophyllkörper und ähnliche protoplasmatische Gebilde.**[1] Der im Pflanzenreich so allgemein verbreitete grüne Farbstoff, das Chlorophyll, ist immer an bestimmt geformte Theile des Protoplasmakörpers der betreffenden Zellen gebunden; diese grüngefärbten Protoplasmaportionen können im Gegensatze zu dem Farbstoff selbst, durch den sie tingirt sind, als Chlorophyllkörper bezeichnet werden. Jeder Chlorophyllkörper besteht demnach aus mindestens zwei Stoffen, dem Farbstoff und dem protoplasmatischen Träger desselben; wird jener durch Alkohol, Aether, Chloroform, Benzin, ätherische oder fette Oele ausgezogen, so bleibt dieser farblos zurück. Der Farbstoff selbst ist in jedem Chlorophyllkörper nur in verschwindend kleiner Menge enthalten, nach seiner Entfernung behält die protoplasmatische Grundmasse nicht nur ihre Form, sondern auch ihr früheres Volumen. Die letztere ist immer ein solider, weicher, höchstens kleine Vacuolen enthaltender Körper, in welchem der Farbstoff überall (zuweilen ungleichförmig) verbreitet ist.

Die Chlorophyllkörper entstehen in den jungen Zellen durch Sonderung des Protoplasmas in farblose und in ergrünende, sich scharf abgrenzende Portionen. Der Vorgang kann so aufgefasst werden, dass in dem anfangs homogenen Protoplasma kleinste Theilchen von etwas verschiedener Natur verbreitet sind oder erst entstehen, die sich dann an bestimmten Stellen sammeln und als gesonderte Massen auftreten. Die so entstandenen Chlorophyllkörner bleiben dem farblosen Protoplasma immer eingebettet, ähnlich wie der Zellkern, niemals stehen sie in unmittelbarer Berührung mit dem Zellsaft, sie sind vielmehr allseitig von dem farblosen Protoplasma umhüllt. Die chemischen und physikalischen Eigenschaften lassen bestimmt erkennen, dass ihre farblose Grundsubstanz ein dem Protoplasma durchaus ähnlicher Körper ist. Dem entsprechend betragen sich auch die Chlorophyllkörper immer als integrirende Theile des Protoplasma, was zumal bei der Theilung chlorophyllhaltiger Zellen, bei der Conjugation, der Schwärmsporenbildung u. s. w. hervortritt. Die einmal entstandenen Chlorophyllkörper aber wachsen, und wenn sie rundliche Formen besitzen, so können sie sich durch

[1] H. v. Mohl: Bot. Zeitg. 1855. No. 6 und 7. — A. Gris: Ann. des sc. nat. Ser. IV. T. VII, 1857, p. 179. — Sachs: Flora 1862, p. 129. 1863, p. 193. — Sachs: Handbuch der Experim. Physiol. der Pflanzen. Leipzig 1865, § 87. — Hofmeister: die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig 1867, § 11. — Kraus: Jahrb. f. wiss. Bot. VIII. 1871, p. 131.

Theilung vermehren. Beides scheint immer von dem Wachsthum des gesammten Protoplasmakörpers abzuhängen, in welchem sie eingelagert sind.

Die Formen der Chlorophyllkörper zeigen nur bei den Algen eine grössere Mannigfaltigkeit; hier kommt es vor, dass der ganze Protoplasmakörper mit Ausschluss einer äussersten Schicht (Hautschicht) oder dieser und einzelner Stellen homogen grün erscheint (viele Schwärmsporen, Palmellaceen, Flechtengonodien); oder die Chlorophyllkörner nehmen die Form von sternartigen Figuren an (z. B. Zygnema cruciatum Fig. 43), oder sie bilden mehrere im Querschnitt der Zelle als Stern erscheinende Lamellen (Closterium u. a.), oder gerade oder schraubiggewundene Bänder (Spirogyra). Bei den meisten Algen, allen Moosen und Gefässpflanzen aber sind die Chlorophyllkörper gerundete oder polygonale um ein in ihnen selbst liegendes Centrum gesammelte Massen; sie werden als Chlorophyllkörner bezeichnet; gewöhnlich sind ihrer sehr viele in einer Zelle enthalten, zuweilen jedoch nur einige verhältnissmässig grosse (Selaginella) und in einem der einfachst gebauten Lebermoose (Anthoceros) findet sich nur ein Chlorophyllkorn, welches den Zellkern einschliesst, daher bei der Theilung der Zellen in entsprechender Weise sich betheiligt.

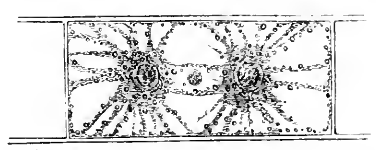


Fig. 43. Eine Zelle von Zygnema cruciatum mit zwei sternförmigen Chlorophyllkörpern, welche im Innern der Zelle schweben; sie sind durch eine farblose Protoplasmabrücke verbunden, in welcher ein Zellkern liegt; die Strahlen, welche die Verbindung mit dem wandständigen Sack herstellen, werden schon etwa in der Mitte farblos. In jedem der beiden Chlorophyllkörper liegt ein grosses Stärkekorn (550).

Mit äusserst seltenen Ausnahmen entstehen in der homogenen, soliden Substanz der Chlorophyllkörper S t ä r k e k ö r n e r; wo jene besondere Formen haben, an bestimmten Stellen vertheilt (verg. z. B. Fig. 5); in den gewöhnlichen Chlorophyllkörnern treten sie im Innern mehr oder minder zahlreich auf. Sie werden zuerst als Puncte gesehen, werden immer grösser und können schliesslich den Raum des Chlorophyllkorns so ausfüllen, das die grüne Substanz nur noch einen feinen Ueberzug auf dem herangewachsenen Stärkekorn darstellt; selbst dieser kann unter Umständen (alte, gelbe Blätter von Pisum sativum, Nicotiana) verschwinden, und es liegen dann in der (protoplasmaleeren) Zelle an Stelle der Chlorophyllkörner die Stärkeeinschlüsse derselben. Zuweilen treten im Innern der Chlorophyllsubstanz auch Oeltropfen auf (z. B. in den Bändern der Spirogyren), und hin und wieder werden körnige Einschlüsse von unbekannter Natur beobachtet. — Alle diese in den Chlorophyllkörpern entstehenden Gebilde sind aber keine constanten Theile derselben; ihre Entstehung und ihr Verschwinden hängt gänzlich von der Beleuchtung, der Temperatur und anderen Umständen ab; auch die Entstehung der Chlorophyllkörper selbst ist an diese Lebensbedingungen gebunden, auf deren Darlegung wir aber erst im III. Buch zurückkommen, wo sich zeigen wird, dass das Chlorophyll zu den wichtigsten Elementargebilden gehört, dass zumal die Einschlüsse desselben seine Assimilationsproducte sind. Diese und zahlreiche andere rein physiologische Verhältnisse des Chlorophylls können erst dort behandelt werden. Eher oder später werden im normalen Lauf der Dinge die Chlorophyllkörper wieder aufgelöst; am augenfälligsten geschieht dies bei der Vorbereitung der Blätter höherer Pflanzen zum Abfallen derselben, z. B. im Herbst bei unseren einheimischen Bäumen und Sträuchern. Hier wird die ganze Protoplasmamasse und mit ihr die Chlorophyllkörper aus den Zellen der

zum Abfall bestimmten Blätter aufgelöst und in die perennirenden Theile übergeführt; die dabei stattfindenden Erscheinungen sind sehr verschieden, schliesslich aber bleibt in den mit Wasser und oft mit spiessigen Krystallen erfüllten Zellen eine Anzahl gelber glänzender Körnchen zurück, die keine Aehnlichkeit mit Chlorophyll haben; sind die abfallenden Blätter roth, so rührt dies von einem im Saft gelösten Stoffe her: aber auch hier sind die gelben Körnchen vorhanden.

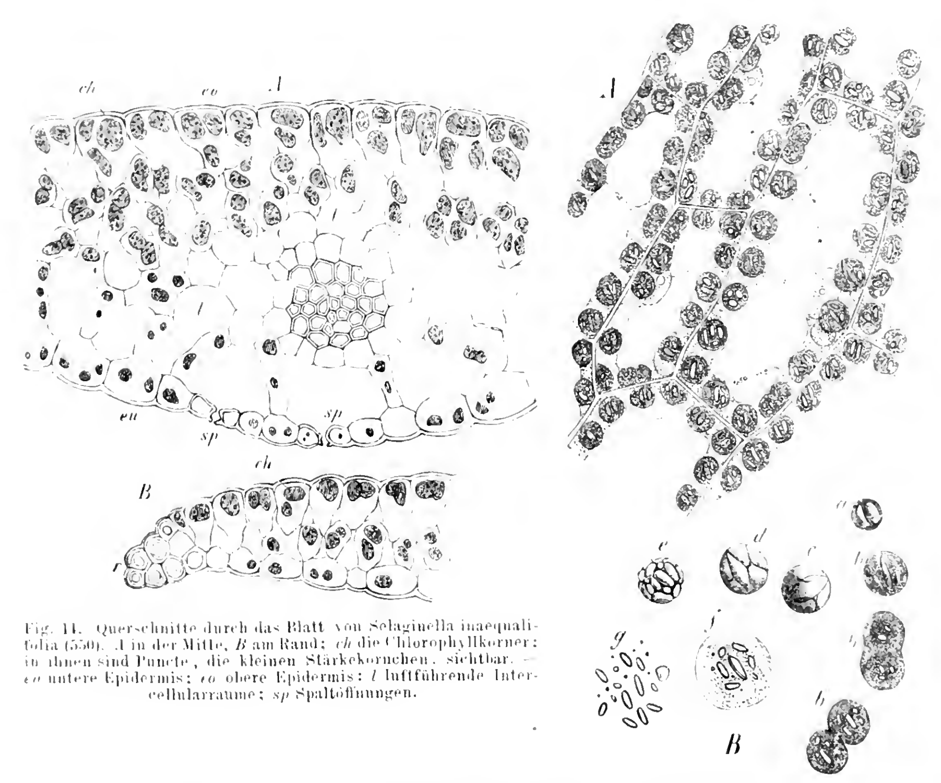



Fig. 14. Querschnitte durch das Blatt von Selaginella inaequalifolia (550). *A* in der Mitte, *B* am Rand; *ch* die Chlorophyllkörner; in ihnen sind Puncte, die kleinen Stärkekörnchen, sichtbar. — *eu* untere Epidermis; *eo* obere Epidermis; *l* luftführende Intercellularräume; *sp* Spaltöffnungen.

Fig. 15. Chlorophyllkörner von Funaria hygrometrica (550). *A* Zellen eines ausgewachsenen Blattes von der Fläche gesehen; die wandständigen Chlorophyllkörner liegen in einer Protoplasmaschicht, in welcher auch der Zellkern eingelagert ist; die Chlorophyllkörner enthalten (weiss gelassene) Stärkekörnchen. *B* einzelne Chlorophyllkörner mit ihren Stärkeeinschlüssen: *a* ein junges, *b* ein älteres, *b'* und *b''* in Theilung begriffen; *c*, *d*, *e* alte Chlorophyllkörner, deren Stärkeeinschlüsse den Raum des Chlorophylls einnehmen; *f* ein junges, in Wasser aufgequollenes Chlorophyllkorn; *g* dasselbe nach längerer Einwirkung des Wassers; das Chlorophyll ist zerstört, die Stärkeeinschlüsse zurückgeblieben.

Nicht immer ist das Vorhandensein von Chlorophyll in den Geweben an der Färbung der Organe mit blossem Auge zu erkennen. Zuweilen enthalten die chlorophyllführenden Zellen selbst einen rothen Saft, in anderen Fällen wird das grüne Gewebe der Blätter durch eine mit rothem Saft versehene Epidermis bedeckt (Atriplex hortensis jüngere Pflanzen); hier genügt es, die gefärbte Epidermis abzuziehen, um das grüne Gewebe zu erkennen. Bei Algen und Flechten aber kommt es vor, dass der Chlorophyllkörper der Zelle selbst neben dem grünen Farbstoff einen rothen, blauen, gelben (in Wasser löslichen) Stoff enthält; der frische Chlorophyllkörper erscheint dann durch die Mischung des in ihm enthal-

tenen Chlorophylls mit diesen Stoffen spangrün (Oscillaria, Peltigera canina u. a.), schön roth (Florideen) oder braun (Fucus, Laminaria saccharina) oder ledergelb (Diatomeen) (vergl. II. Buch, Algen).

Hiervon sind diejenigen Vorkommnisse zu unterscheiden, wo die anfangs grünen Chlorophyllkörner durch Umänderung ihres Farbstoffs eine rothe oder gelbe Farbe annehmen, was ich mit Rücksicht auf die physiologischen Leistungen als eine Degradation des Chlorophylls bezeichnet habe. So werden die grünen Körner in den Antheridienwandungen der Laubmoose und Characeen zur Zeit der Befruchtung schön roth, in reifenden Früchten (Lycium barbarum, Solanum Pseudocapsicum u. a. m.) beruht die Farbenänderung aus Grün in Gelb und Roth ebenfalls auf einer solchen Verfärbung der Chlorophyllkörner, womit hier ein Zerfallen derselben in eckige, zwei- und dreispitzige Formen verbunden ist (Kraus l. c.). Den Chlorophyllkörnern nahe verwandt sind die Träger des gelben Farbstoffes, denen viele Blumenblätter ihre gelbe Färbung verdanken (z. B. Cucurbita). Die zuweilen vorkommenden blauen (Tyllandsia amoena) oder braunen und violetten Körper (Orchis morio) entfernen sich schon viel mehr von diesem Typus, obgleich auch sie eine protoplasma-ähnliche Grundlage haben, welche durch einen (hier in Wasser löslichen) Farbstoff tingirt ist.

a) Die Substanz der Chlorophyllkörper ist, abgesehen von den genannten Einschlüssen, frei von jenen feinen Körnchen, die im farblosen, beweglichen Protoplasma so verbreitet sind; trotz ihrer scharf umschriebenen Form sind sie sehr weich, beim Zerdrücken schmierig; kommen sie mit reinem Wasser in Berührung, so bilden sich Vacuolen, die sich stark blähend endlich als hyaline Blasen die grüne Substanz durchbrechen; junge Chlorophyllkörner können sich so auch in zarte Blasen verwandeln, in denen die Stärkekörner liegen bleiben; alte Körner sind viel consistenter. Nach Extraction des grünen Farbstoffs aus geeigneten Chlorophyllkörpern, z. B. den Bändern der Spirogyren, den Körnern von Allium Cepa, ist die zurückbleibende farblose Grundsubstanz derselben resistenter (geronnen) und zeigt alle früher genannten Reactionen des Protoplasma.

b) Die Entstehung der Chlorophyllkörner ist bis jetzt nur an den körnigen Formen direct beobachtet worden; sie kann mit dem Vorgang der freien Zellbildung einigermaassen verglichen werden; um gegebene Bildungsmittelpuncte innerhalb des Protoplasma sammeln sich kleinste Theile desselben und bilden scharf umschriebene Massen; liegen die Bildungscentra weit entfernt von einander, so runden sich die Chlorophyllkörner (Haare von Cucurbita), liegen sie aber nahe beisammen und werden die Körner gross, so erscheinen sie gleich anfangs polygonal, als ob sie durch Druck sich gegenseitig abplatteten; der Vorgang macht dann ungefähr den Eindruck wie bei der Bildung zahlreicher kleiner Zoosporen in einem Sporangium von Achlya (Fig. 9. *A*), nur dass hier immer farbloses Protoplasma zwischen den ergrünenden Portionen liegen bleibt (wandständige Chlorophyllkörner der Blätter der Phanerogamen). Ist während der Chlorophyllbildung ein Protoplasmaklumpen um den centralen Zellkern gesammelt, so entstehen die Chlorophyllkörner oft in dessen Nähe, sie können dann mit dem strömenden Protoplasma in der Zelle herumwandern oder nachträglich bestimmte Positionen annehmen; bei Fadenalgen mit Spitzenwachsthum (Vaucheria, Bryopsis) bilden sie sich in dem farblosen Protoplasmakörper des fortwachsenden Schlauchendes und bleiben dann an der Wand liegen. In der reifen Spore von Osmunda regalis umgiebt das Chlorophyll den Zellkern in Form amorpher, wolkiger Massen, die sich aber bei der Keimung als ovale Körner aussondern, anfangs schwach, später scharf begrenzt (Kny); in den chlorophyllbildenden Zellen der Keimblätter der Phanerogamen (Cotyledonen von Helianthus annuus, Primordialblätter von Phaseolus, Knospen der austreibenden Knollen von Helianthus tuberosus u. m. a.) bemerkt man anfangs ein bestimmt geformtes, körnchenfreies, hyalines Protoplasma der Zellwand anliegend, welches bei weiterer

Entwickelung die Chlorophyllkörner bildet; hier erscheint es zuweilen so, als ob die Masse in polyedrische Stücke zerschnitten würde. — Die Gestaltung der Chlorophyllkörner fällt nicht immer mit der Bildung ihres Farbstoffs zusammen, sie können anfangs farblos (Vaucheria, Bryopsis nach Hofmeister) oder gelb sein (bei mangelhaft beleuchteten oder sich entwickelnden Blättern der Mono- und Dicotylen), um später zu ergrünen; in den Cotyledonen der Coniferen erfolgt dies gleichzeitig mit ihrer Enstehung auch im Finstern bei hinreichender Temperatur; ebenso bei Farnen. Die ergrünten Chlorophyllkörner wachsen durch Intussusception auf das Vielfache ihrer ursprünglichen Grösse, sind sie wandständig, so ist ihr Wachsthum in Länge und Breite gewöhnlich dem des entsprechenden Stückes der Zellwand und des Protoplasmakörpers, in denen sie liegen, proportional. Ist aber das Wachsthum der Zelle ein sehr bedeutendes, so theilen sich die wachsenden wandständigen Chlorophyllkörner; es geschieht dies durch Zweitheilung, indem eine Einschnürung entsteht, welche senkrecht zum längsten Durchmesser immer tiefer eindringt, bis das Korn endlich in zwei gewöhnliche gleiche Theilkörner zerfällt. Enthält es vor der Theilung kleine Stärkekörner, so ordnen sich diese um die Centra der neuentstehenden Körner. Man schliesst diese Vorgänge aus der Vermehrung der Körner einerseits und aus dem häufigen Vorkommen biscuitförmig eingeschnürter Formen andrerseits. Nachdem diese Zweitheilung der Chlorophyllkörner von Nägeli bei Nitella, Bryopsis, Valonia und in den Prothallien entdeckt war, wurde sie später bei allen Familien der chlorophyllhaltigen Kryptogamen aufgefunden; auch bei den Phanerogamen scheint sie verbreitet, sie wurde von Sanio bei Peperomia und Ficaria entdeckt, von Kny später bei Ceratophyllum, Myriophyllum, Elodea, Utricularia, Sambucus, Impatiens u. a. nachgewiesen. — In schwach beleuchteten chlorophyllarmen Zellen des Prothalliums von Osmunda entstehen nach Kny durch wiederholte Zweitheilung perlschnurartige Reihen von Chlorophyllkörnern, die den Zellenreihen von Nostoc ähnlich sich durch intercalare Theilungen immer mehr verlängern; ähnlich wie bei der genannten Alge findet hier sogar eine Verzweigung der Reihen statt, indem einzelne Chlorophyllkörner sich quer zu der Reihe verlängern und durch Theilungen Zweigreihen produciren.

e) Bezüglich der inneren Structur der Chlorophyllkörper lässt sich kaum etwas Anderes aussagen, als dass ihre äussere Schicht häufig dichter erscheint, dass nach innen der Wasserreichthum der Substanz zu-, die Cohäsion derselben abnimmt, wie aus der Vacuolenbildung erhellt. Eine sichtbare Differenzirung in sich kreuzende Lamellen von verschiedener Dichtigkeit wurde bis jetzt nur einmal an älteren Chlorophyllkörnern von Bryopsis plumosa beobachtet (Rosanoff).

§ 7. Krystalloide.[1]) Zuweilen nimmt ein Theil der protoplasmatischen Substanz der Zellen krystallähnliche Formen an; es bilden sich Körper, welche von ebenen Flächen, scharfen Kanten und Ecken begrenzt, echten Krystallen täuschend ähnlich sind, ihnen auch im Verhalten zum polarisirten Licht gleichen; dabei unterscheiden sie sich aber doch äusseren Einflüssen gegenüber sehr wesentlich von diesen, indem sie zugleich bedeutungsvolle Aehnlichkeiten mit organisirten Zellentheilen darbieten. Es ist daher gerechtfertigt, dies durch den von Nägeli vorgeschlagenen Namen »Krystalloide« anzudeuten. Gewöhnlich sind sie ungefärbt, zuweilen aber auch Träger von (nichtgrünen) Farbstoffen, die ihnen entzogen werden können. Ihre Gesammtmasse zeigt alle wesentlicheren Reactio-

1) Hartig (botan. Zeitg. 1856, p. 262. — Radlkofer: über die Krystalle proteinartiger Körper pflanzlichen und thierischen Ursprungs. Leipzig 1859. — Maschke, botan. Zeitg. 1859, p. 409. — Cohn (über Proteinkrystalle in den Kartoffeln; in dem 37. Jahresbericht der schlesischen Ges. f. vaterl. Cultur 1858. Breslau. — Nägeli, Sitzungsber. der k. bayer. Akad. d. Wiss. 1862. p. 233. — Cramer: das Rhodospermin im VII. Bande der Vierteljahrsschrift der naturforsch. Ges. in Zürich. — J. Klein: Flora 1871. No. 11. — Kraus im Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. VIII. p. 426.

nen des Protoplasma, die Gerinnbarkeit, die Farbenaufspeicherung. Gelbfärbung mit Kali nach Einwirkung von Salpetersäure, ebenso Gelbfärbung mit Jod; die Löslichkeit ist bei verschiedenen Krystalloiden sehr verschieden, wie bei Eiweisskörpern überhaupt. Sie sind imbibitionsfähig, quellen unter Einfluss gewisser Lösungen enorm auf, ihre äussere Schicht ist resistenter als die innere, wasserreichere Masse. Die genauer untersuchten Krystalloide bestehen aus einem Gemenge von zweierlei Stoffen verschiedener Löslichkeit; beide sind so verbunden, dass, wenn der lösliche langsam entfernt wird, der resistentere als Skelet zurückbleibt (Nägeli).

Ihre Form ist bei verschiedenen Pflanzen sehr verschieden; sie erscheinen als Würfel, Tetraeder, Octaeder, Rhomboeder und in anderen Gestalten, die aber krystallographisch meist noch nicht genau bestimmt sind, eine Folge ihrer Kleinheit und der Inconstanz ihrer Winkel.

In lebhaft vegetirenden Organen phanerogamischer Pflanzen sind sie nur bei Lathraea squamaria bekannt, häufiger bilden sie sich in Zellen, wo grosse Massen von Reservestoffen angesammelt werden, die erst später eine Verwendung finden, die Krystalloide selbst scheinen eine für den Ruhestand gemachte Form protoplasmatischer Gebilde zu sein (Kartoffelknollen, viele fetthaltige Samen); sie finden sich selten in safthaltigen Zellen (Kartoffelknolle), häufiger in saftfreien, zumal fetthaltigen Samen. — Farbstoffhaltige Krystalloide wurden in Blumenblättern und Früchten aufgefunden. Zuweilen bilden sie sich erst bei Einwirkung von Alkohol oder Kochsalzlösung auf die Pflanze innerhalb oder ausserhalb derselben (Rhodospermin).

Die Krystalloide der Kartoffelknolle sind dem Protoplasma eingelagert; die in den Geweben von Lathraea squamaria sehr verbreiteten Krystalloide sind in grosser Zahl im Innern der Zellkerne enthalten; die in fetthaltigen Samen vorkommenden sind meist in Aleuronkörner eingeschlossen.

Bequem zu beobachten sind die von Cohn entdeckten Krystalloide der Kartoffelknolle; man findet sie bei manchen Sorten derselben sehr häufig, bei anderen seltener in den stärkeärmeren Parenchymzellen unter der Schale, doch ziemlich tief im Gewebe; sie liegen im Protoplasma eingeschlossen. Gewöhnlich sind es Würfel (seltener abgeleitete Formen, z. B. Tetraeder) von vollkommenster Ausbildung. — Die von Radlkofer in den Zellkernen von Lathraea squamaria aufgefundenen liegen innerhalb eines jeden Kerns in grosser Zahl beisammen; sie haben die Form dünner quadratischer rectangulärer Plättchen, zuweilen scheinen sie rhombische oder trapezoidische Formen zu haben; es ist nach Radlkofer wahrscheinlicher, dass sie dem rhombischen System angehören. — Diese Krystalloide bieten sich der Beobachtung unmittelbar dar, ihre Beziehung zu ihrer Umgebung ist ohne Weiteres klar. Nicht so ist es bei den in Aleuronkörner eingeschlossenen Krystalloiden fettreicher Samen; ich komme unten auf diese Verhältnisse zurück und erwähne hier nur, dass man die Krystalloide der Paranuss in Menge dadurch gewinnt, dass man das zerriebene fettreiche Parenchym mit Oel oder mit Aether auswäscht, aus welchem sich die Krystalloide als feines Mehl absetzen; an Schnitten durch das Gewebe ist wenig Deutliches zu sehen. Sie wurden im isolirten Zustande von Nägeli sorgfältig untersucht; je nach der Darstellungsweise erscheinen sie rhomboeder- oder octaederähnlich oder tafelförmig; es ist aber ungewiss, ob sie dem hexagonalen oder klinorhombischen Systeme angehören. Trockene Krystalloide in Wasser gelegt, ändern ihre Winkel um 2—3°, in Kalilösung quellen sie stark auf, und dabei ändern sich die Winkel um 14—16°. Durch schwache Säuren und verdünntes Glycerin wird eine Substanz ausgezogen, worauf ein substanzarmes Skelet mit festerer Haut übrig bleibt. — Die Krystalloide in den Endospermzellen von Ricinus communis sind

wie alle Krystalloide in Wasser unlöslich und kommen zur deutlichen Anschauung, wenn man dünne Schnitte des Gewebes ins Wasser legt, welches die das Krystalloid umgebenden Gebilde zerstört und dieses befreit. Sie erscheinen häufig als Octaeder, Tetraeder, seltener als rhomboederähnliche Formen, das Krystallsystem ist nicht sicher bestimmt. — Die Farbstoffkrystalloide wurden von Nägeli in unvollkommenen Formen zuerst in den Blumenblättern von Viola tricolor und Orchis aufgefunden, besser ausgebildete in den getrockneten Früchten von Solanum americanum; sie bilden hier in den grossen Zellen des Fruchtfleisches Drusen von tiefvioletter Färbung; die einzelnen Krystalloide sind dünne Tafeln, einzelne regelmässige Rhomben, oft mit abgestutzten Ecken u. s. w. Es ist nach Nägeli unzweifelhaft, dass die Krystallform die rhombische Säule in sehr verkürzter tafelförmiger Gestalt ist; die sechsseitigen Tafeln sind aus sechs einfachen zusammengesetzt. In reinem Wasser bleiben sie unverändert; Alkohol zieht den Farbstoff aus, ebenso verdünntere Säuren; beide lassen nach langsamer Einwirkung ein sehr substanzarmes Skelett zurück, welches quellungsfähig ist, während das ganze Krystalloid nicht quillt: das Krystalloid besteht nach Nägeli aus sehr wenig eiweissartiger und viel anderer Substanz mit etwas Farbstoff.

Auch in rothen Meeresalgen (Florideen) und in einem Pilz sind Krystalloide von eiweissartiger Substanz gefunden worden. Den ersten derartigen Fall beobachtete Cramer: in Exemplaren der Floridee Bornetia secundiflora, welche in Kochsalzlösung lange Zeit gelegen hatte, ebenso in Alkoholexemplaren von Callithamnion caudatum und seminudum fand er hexagonale Tafeln und Prismen mit allen Eigenschaften der Krystalloide und durch den ausgetretenen Farbstoff der Algen roth gefärbt. Sie kamen sowohl in den vegetativen Zellen wie in den Sporen vor. In den Kochsalzpräparaten von Bornetia fanden sich ausserdem octaedrische Krystalloide, wahrscheinlich des klinorhombischen Systems; sie waren farblos. In lebenden Pflanzen derselben Alge entdeckte sodann Cohn ebenfalls farblose octaedrische Krystalloide, welche den aus den Pigmentkörnern ausgetretenen rothen Farbstoff aufsammeln. Innerhalb und ausserhalb der Zellen von Ceramium rubrum, welches in Meerwasser mit Glycerin eingeschlossen war, bildeten sich klinorhombische Prismen, durch das ausgetretene Pigment roth gefärbt; sie sind offenbar gleich den zuerst von Cramer beobachteten hexagonalen Krystalloiden erst nach dem Absterben entstanden, während die farblosen Octaeder schon in den lebenden Zellen vorhanden sind. In getrockneten Exemplaren anderer Florideen (Griffithsia barbata, neapolitana, Gongoceros pellucidum, Callithamnion seminudum) endlich beobachtete Klein farblose Krystalloide von verschiedener Form. Man kann diese Bildungen unter dem von Cramer zuerst angewendeten Namen: Rhodospermin zusammenfassen. — In den Fruchtträgern des Pilzes Pilobolus fand Klein ebenfalls farblose Octaeder von ziemlich regelmässiger Ausbildung mit den genannten Eigenschaften der Krystalloide.

## § 8. Die Aleuronkörner (Klebermehl, Proteïnkörner)[1]. Die Reservestoffbehälter der reifen Samen, d. h. das Endosperm und die Cotyledonen

1) Diese Gebilde wurden von Hartig entdeckt (Bot. Zeitg. 1855, p. 881), dann ausführlich, aber mangelhaft beschrieben (ibidem 1856, p. 257); weitere Bearbeitungen lieferten Holle (neues Jahrb. der Pharmacie 1858, Bd. X) und Maschke (bot. Zeitg. 1859). Alle diese Beobachtungen liessen das Verhältniss der Körner zu der sie umgebenden Grundmasse im Unklaren, besonders schien man anzunehmen, dass die letztere bei fettreichen Samen nur aus Fett bestehe; in der 1. und 2. Aufl. dieses Buches trat ich dieser Ansicht entgegen und hob hervor, dass die Grundmasse in den Zellen fettreicher Samen aus einem Gemenge von Fett und eiweissartiger Substanz oder besser aus einem sehr fettreichen Protoplasma bestehe; dagegen verfiel ich, z. Th. in Folge der Anwendung wasserhaltigen Aethers, in den Irrthum, auch die Aleuronkörner selbst für Gemenge von Eiweissstoffen und Fett zu halten. Dieser Irrthum ist durch eine neue Bearbeitung des Themas durch Dr. Pfeffer widerlegt. Die sehr sorgfältige Untersuchung wurde im Würzburger Laboratorium begonnen, wo ich Gelegenheit hatte, zahlreiche und für die Hauptfragen entscheidende Präparate zu sehen. Dr. Pfeffer hatte die Gefälligkeit,

des Keims enthalten immer beträchtliche Mengen von Eiweissstoffen neben Stärke oder Fett. Sind sie stärkereich, wie bei den Gräsern, den Phaseoleen, Vicieen, der Eiche, Rosskastanie, essbaren Kastanie u. a., so nimmt die eiweissartige Substanz, die nur sehr wenig Fett enthält, die Zwischenräume ein; sie besteht aus kleinen oder sehr kleinen Körnchen, wie in Fig. 46. — In fettreichen Samen dagegen findet man an Stelle der Stärkekörner körnige Gebilde von rundlicher oder eckiger Form (Fig. 47), die ihrem Aussehen nach zuweilen Stärkekörnern

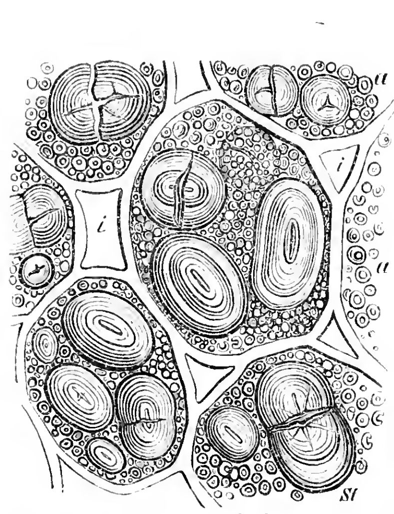



Fig. 46. Einige Zellen eines sehr dünnen Schnittes durch einen Cotyledon des Keims im reifen Samen von Pisum sativum; die grossen concentrisch geschichteten Körner *st* sind Stärkekörner (durchschnitten), die kleinen Körnchen *a* sind Aleuronkörner, vorwiegend aus Legumin mit wenig Fett bestehend; *i* die Zwischenzellräume.

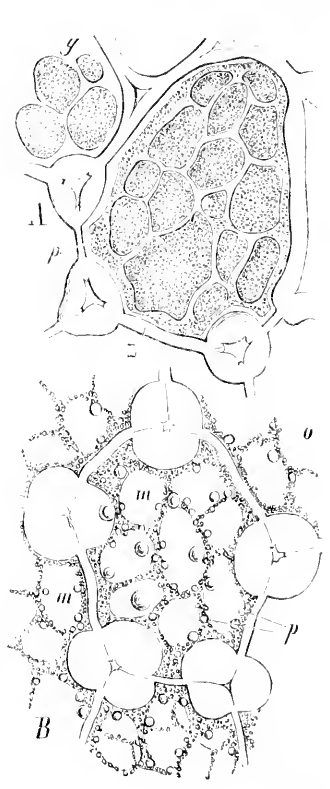



Fig. 17. Zellen aus dem Cotyledon des reifen Samens von Lupinus varius; *A* in jodhaltigem Alkohol, *B* nach Zerstörung der Körner durch Schwefelsäure. — *Z* die Zellhaut, *p* die protoplasmatische, fettarme Grundmasse, *g* die Aleuronkörner: *o* Fetttropfen durch Wirkung der Schwefelsäure aus der Grundmasse ausgetrieben; *m* leere Räume, aus denen die Aleuronkörner weggelöst sind (800).

nicht unähnlich sind, umgeben von einer mehr oder minder homogenen Grundmasse, die, wie die weitere Untersuchung zeigt, je nach dem Fettreichthum des Samens aus viel oder wenig Fett mit eiweissartiger Substanz besteht. Die Körner selbst dagegen bestehen, abgesehen von gewissen Einschlüssen, aus eiweissartiger Substanz.

Zu unterscheiden sind an den Aleuronkörnern die Eiweisssubstanz und die Einschlüsse. Letztere sind entweder Krystalle von oxalsaurem Kalk, oder sie sind nicht krystallinische, rundliche oder traubenförmige Körnchen, Globoide.

---

mir noch vor dem Druck einen ausführlichen Auszug seiner Arbeit zur Benutzung an dieser Stelle mitzutheilen; das oben Gesagte folgt ziemlich streng seinen Angaben. Vergl. Pfeffers Abhandlung in Pringsheims Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. VIII, p. 429 (Anm. der 3. Aufl.).

Diese sind eine Verbindung einer gepaarten Phosphorsäure mit Kalk und Magnesia, welche letztere bei weitem vorwiegt.

Die ganze eiweissartige (Proteïn-) Masse ist nun amorph und dann nicht doppeltbrechend; oder der grösste Theil ist in Form eines Krystalloids (§ 7) ausgebildet, welches sammt den bereits genannten Einschlüssen von nur spärlicher amorpher Hüllmasse umgeben ist, die mit jenen zusammen das Aleuronkorn bildet (Fig. 18).

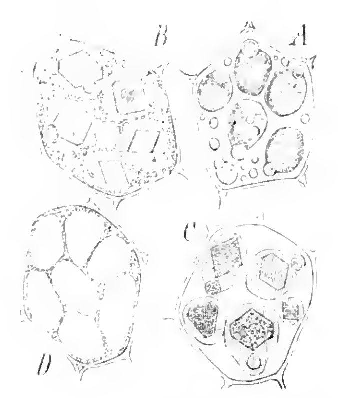



Fig. 18. Zellen aus dem Endosperm von Ricinus communis (800). *A* frisch in dickem Glycerin, *B* in verdünntem Glycerin, *C* in Glycerin erwärmt, *D* nach Behandlung mit Jodalkohol sind die Aleuronkörner durch Schwefelsäure zerstört, die Eiweisssubstanz der Grundmasse als Netz zurückgeblieben. In den Aleuronkörnern, erkennt man das Globoid und (in *B*, *C*) das Krystalloid.

Die Krystalloide sind alle in Wasser unlöslich, weder Alkohol noch Wasser ziehen einen Stoff heraus. Die krystalloidfreien Körner lösen sich in Wasser ganz (Paeonia u. a.), theilweise (Lupinus u. a.) oder gar nicht (Cynoglossum). Alle aber sind vollkommen löslich in Wasser, das auch nur ein Spur Kali enthält. Es bleibt dabei immer bei vorsichtiger Behandlung ein das Korn umgebendes Häutchen zurück, das sich wie coagulirter Eiweissstoff verhält; es könnte aber ebenso gut ein noch unbekannter »Proteïnstoff« sein. — Bei krystalloidführenden Aleuronkörnern restirt bei vorsichtigem Lösen ein gleiches Häutchen, aber auch das Krystalloid selbst hinterlässt ein solches: es findet sich ebenso beim Lösen der Globoide in Essigsäure oder Salzsäure und erinnert an ein ähnliches Verhalten der ächten Krystalle von oxalsaurem Kalk.

Die krystallinischen Einschlüsse von oxalsaurem Kalk kommen als Drusen, deutlich kenntliche Krystalle und Nadeln vor, sind indess nicht sehr verbreitet. Die Globoide hingegen fehlen in keinem Aleuronkorn; wo sie zugleich mit Krystallen vorkommen, sind fast immer in derselben Zelle nur Globoide, in einer anderen Krystalle als Einschlüsse (Silybum Marianum, alle untersuchten Umbelliferen); doch giebt es auch Ausnahmen, und bei Vitis vinifera kommt es sogar vor, dass um einen Krystall oder um eine Krystalldruse ein Globoid sich gebildet hat. — Die Globoide lösen sich in allen anorganischen Säuren, auch in Essigsäure, Oxalsäure, Weinsäure, nicht in verdünntem Kali.

Die Globoide kommen wie auch die Krystalle in Einzahl und in Mehrzahl in einem Aleuronkorn vor; im letzteren Falle sind sie klein und die Globoidkörner bis zu unmessbarer Kleinheit, dann aber auch in ungeheurer Zahl in einem Korn vorhanden (Lupinus luteus, polyphyllus, Delphinium Requieni u. a.). Grosse Globoide um Krystalle finden sich in Einzahl, die grössten bei Vitis vinifera. Zugleich mit Krystalloiden fand Pfeffer Krystalle nur bei Aethusa Cynapium. Einschlüsse überhaupt fehlen höchstens sehr kleinen Aleuronkörnern zuweilen.

In manchen Samen ist ein Aleuronkorn in jeder Zelle neben den anderen durch seine Grösse ausgezeichnet (Solitär Hartig's), sowohl bei Anwesenheit wie Fehlen von Krystalloiden (Elais, Myristica, Vitis, Lupinus luteus). Ein solches grösseres Korn kann auch durch seine Einschlüsse ausgezeichnet sein. So hat bei Lupinus luteus dasselbe ein tafelförmiges Krystalloid, die anderen hingegen nur

kleine und zahlreiche Globoide. Bei Silybum liegt in einem grossen Korn eine Krystalldruse, in den anderen nadelförmige Krystalle. In anderen Fällen sind auch die Einschlüsse gleichartig, so immer bei den Globoiden, die höchstens in dem grossen Korn grösser sind.

Die Krystalloide sind ziemlich verbreitet, wenn auch die überwiegende Zahl der Samen frei davon ist. Sie sind aber nicht an Familien gebunden, sondern können innerhalb derselben fehlen oder vorkommen; so unter den Palmen Sabal Adamsoni ohne, Elais guayanensis mit Krystalloiden, ebenso alle untersuchten Umbelliferen ohne, nur Aethusa Cynapium mit Krystalloiden u. s. w. In anderen Fällen scheinen alle Samen derselben Familie Krystalloide zu enthalten, so bei den Euphorbiaceen, unter denen besonders Ricinus das erste Beispiel schöner Krystalloide in den Aleuronkörnern darbot.

Die Grundmasse, welche die Aleuronkörner in fetthaltigen Samen umgiebt, ist, wie erwähnt, immer ein Gemenge von Fett und Eiweissstoffen, wobei die letzteren freilich sehr zurücktreten können. Doch ist selbst bei Ricinus und der Paranuss (Bertholletia), wo die Grundmasse anscheinend ganz aus Fett besteht, die eiweissartige Beimengung noch gut nachweisbar, wie Fig. 48 *D* zeigt: am besten gelingt dies nach Pfeffer, wenn man mit sublimathaltigem Alkohol extrahirt, dann mit in Wasser gelöstem Anilinblau färbt. — Die Grundmasse lässt sich auffassen als der Protoplasmakörper der Zelle, in welchem das Wasser bei dem Austrocknen durch fettes Oel ersetzt worden ist. Ausserdem enthält es aber auch in der ganzen Masse neben unlöslichen Eiweissstoffen solche, welche in kalihaltigem Wasser löslich sind. Diese Zusammensetzung der Grundmasse sowohl wie die Löslichkeit der amorphen Masse der Aleuronkörner in Wasser sind die Ursache der völligen Deformirung, welche die Zellinhalte fettreicher Samen in Wasser (Schnitte unter dem Mikroskop) sofort erfahren; um die Structur derselben zu erkennen, ist es nöthig, frische Schnitte in dickes Glycerin, sublimathaltigen Alkohol, unter concentrirte Schwefelsäure oder in Oel zu bringen.

Aus der Grundmasse kann übrigens das Fett in Krystallen sich ausscheiden, wie Pfeffer bei der Paranuss, Elais guayanensis und Myristica moschata beobachtete.

Dem Vorstehenden lasse ich aus Pfeffer's benutzter Mittheilung noch einige, die schwierigeren Puncte betreffende Erläuterungen folgen.

a) Die Masse der Aleuronkörner besteht immer ganz vorwiegend aus Proteïnstoffen, denen jedenfalls, wenn überhaupt, nur sehr geringe Mengen von anderen Pflanzenstoffen beigemengt sind, welche sich indess dem Nachweis entziehen. Es gründet sich diese Behauptung wesentlich auf Folgendes: alle Aleuronkörner sind absolut im Alkohol, Aether, Benzol, Chloroform unlöslich; (dass ich früher sie in Aether für löslich hielt, geschah in Folge eines geringen Wassergehalts desselben, wie Pfeffer nachweist). Alle diese Mittel müssten Fett (Alkohol auch Glycose), wenn es da wäre, lösen und somit auch das Aussehen des Korns ändern. — Es giebt in Wasser unlösliche Körner (Cynoglossum off.); die in Wasser löslichen[1]) gehen bei Digestion mit absolutem Alkohol, in dem Quecksilbersublimat gelöst ist, in eine unlösliche Quecksilberverbindung über, aus der Wasser nichts Bemerkenswerthes aufnimmt. Gummi, Pectinostoffe, Rohrzucker, Dextrin gehen bei dieser Behandlung keine unlösliche Verbindung ein. Von allen verbreiteten Pflanzenstoffen kann

1) Ueber die Ursachen der Löslichkeit in Wasser vergl. Pfeffer's cit. Abhandlung.

nach dem Verhalten gegen Quecksilberchlorid nur ein Proteïnstoff vorliegen. Zu erkennen ist dieser durch örtliche Reactionen, deren beste in diesem Fall Kochen der Quecksilberverbindung mit Wasser ist. Es entsteht dann die in verdünnten Säuren und Alkalien unlösliche Modification der Proteïnstoffe.

b) Mit dem Nachweis, dass die Aleuronkörner fettreicher Samen kein Fett enthalten, ist schon gesagt, dass dieses in der Grundmasse vorhanden sein muss. Der auf den ersten Anblick von Schnitten fetthaltiger Samen entstehende Zweifel, ob die grosse Masse des Fettes in den Zwischenräumen der Körner auch Raum finde, lässt sich durch Rechnung beseitigen; denn wenn Kugeln (hier die Körner als solche angenommen) so gelagert sind, dass sie in beliebig viele gleiche Würfel eines grossen Würfels eingeschrieben sind, so bleibt schon 47,6 % Hohlraum übrig, und wenn die Kugeln nur um $\frac{1}{3}$ eines Kugelradius aus einander rücken, so sind 69,7 % Hohlraum vorhanden, also mehr als im fettreichen Samen nöthig scheint, um das Fett aufzunehmen.

Unmittelbar nachweisen kann man das Fett bei einigermaassen fettreichen Samen durch den Augenschein beim Betrachten trockener Schnitte; lässt man dann Benzol zutreten, so sieht man die Weglösung der Zwischenmasse, wobei aber immer kleine Quantitäten von Eiweissstoffen restiren. Mit alkoholischer Alkannatinktur färbt sich die Grundmasse tief blutroth, sofern sie erheblich Fett enthält; bleibt der Fettgehalt des Samens sehr gering, so ist er auf diese Weise nicht mehr nachweisbar.

Extrahirt man aus den Samenschnitten das Fett mit Alkohol, löst man dann die Proteïnkörner mit Kaliwasser hinweg, so bleibt ein Netz zurück, in welchem die Körner durch Hohlräume ersetzt sind; unter Zusatz von Essigsäure und Jod färbt sich das Netz gelbbraun (Fig. 47 *B*, 48 *D*). Bei den meisten Samen ist dieses Netz sehr schön, gewissermassen einem Parenchymgewebe vergleichbar; bei den äusserst fettreichen fällt es oft fragmentarisch aus; in ihm liegt der Zellkern als geschrumpfter Ballen. Die Balken des Netzes setzen sich zusammen aus den unlöslichen Proteïnstoffen der Grundmasse und den Hüllhäutchen der Proteïnkörner, doch auch ohne letztere (wenn Körner herausgefallen sind) kommt ein Netz zu Stande.

c) Die Krystalloide der Aleuronkörner sind wie gesagt in Wasser unlöslich; sie können daher durch Behandlung frischer Schnitte mit Wasser unter Auflösung der amorphen Aleuronmasse und Zerstörung des sonstigen Zellinhalts leicht isolirt werden; sie zeigen dann alle Reactionen und die verschiedenen Formen der in § 7 erwähnten Krystalloide. — Dass sie indess aus zwei Proteïnstoffen bestehen und von innen durch Intussusception wachsen, hält Pfeffer aus guten Gründen für zweifelhaft.

d) Behandelt man Schnitte des Endosperms von Paeonia mit Alkohol, der wenig Schwefelsäure enthält, und legt man sie nach dem Abwaschen in Wasser, so erblickt man die Substanz der (nicht krystalloidhaltigen) Aleuronkörner deutlich geschichtet; doch sind nur wenige feste und weiche Schichten vorhanden, der innere Theil der Masse amorph. Auch hierüber ist auf Pfeffer's Arbeit zu verweisen.

e) Die Entwickelung der Aleuronkörner beschreibt der mehrfach genannte Forscher folgendermaassen: Die Bildung derselben beginnt erst, wenn die Samen den letzten Reifezustand gewinnen, der Funiculus saftlos zu werden beginnt. In der sehr trüben Emulsion, welche jetzt die Zellen erfüllt, sind die Einschlüsse bereits gebildet, namentlich die Globoide, wenn auch noch nicht ganz vollkommen, doch annähernd ausgewachsen. Nun beginnt mit dem Wasserverlust des Samens das Auftreten von schleimigen, aus Proteïnstoffen bestehenden Massen, die meist schon Einschlüsse umgeben; mehr und mehr wachsen diese schleimigen, meist annähernd kugeligen Gebilde heran, ihr gegenseitiger Abstand vermindert sich daher, und endlich ist die Sonderung fertig; die jetzt noch aus schleimiger Substanz bestehenden Proteïnkörper sind von der noch trüben Grundmasse getrennt, die sich mehr und mehr klärt, während der Same trockener wird. Dabei werden nun auch die zuvor kugeligen oder ellipsoidischen Körner mehr oder weniger polyedrisch, namentlich, wie

leicht einzusehen, bei weniger fettreichen Samen, die überhaupt an Grundmasse ärmer sind (z. B. Lupinus).

Während die Bildung der Aleuronkörner beginnt, ist in dem trüben Zellinhalt der Protoplasmaleib der Zelle nur schwierig zu übersehen, doch überzeugt man sich besonders durch Weglösen des Fettes mit Alkohol, dass er in normaler Weise vorhanden ist, zuweilen kann man in der reichlichen Grundmasse mancher Samen später noch die eingetrockneten Protoplasmastränge streckenweise sehen. Bei Lupinus luteus ist der Krystall von oxalsaurem Kalk, welchen das grösste Korn später einschliesst, auch schon vor der Bildung der Proteinkörner im Zellsaft vorhanden. — Besonders deutlich konnte Pfeffer bei Paeonia die Entwickelung der Körner verfolgen; hier ist der Same noch dann, wenn er seine volle Grösse erreicht hat, ganz mit grossen Stärkekörnern erfüllt, die sich erst bei voller Reife in Oel verwandeln, aber auch dann, wenn man den Samen aus den Carpellen nimmt, bevor die Reservestoffe ganz vollständig eingewandert sind. Nicht immer wird indessen die Stärke vollständig in Fett umgewandelt. Wenn man nun in den Samen von Paeonia die Stärkekörner sich nicht verwandelt denkt, die zwischenliegende fast fettlose, aber an Proteinstoffen reiche Masse sehr kleine Proteïnkörner bilden lässt, so wäre das geschehen, was bei Phaseolus und andern vorherrschend Stärke führenden Samen wirklich stattfindet. Es giebt aber auch Samen, in denen Proteinkörner und Stärkekörner in ungefähr gleicher Menge sich finden, aber dann immer mit Fett.

Bei der trüben Beschaffenheit des Zellinhalts und der Weichheit der wachsenden Proteinkörner kann man kein Argument finden für die Art des Wachsthums, indess lässt sich an fertigen Körnern meist constatiren, dass die im Inneren weicher sind und demzufolge bei Anwendung sehr verdünnter Reagentien eine Lösung von innen heraus erfahren. Verschiedene Thatsachen scheinen jedoch zu zeigen, dass hier ein Wachsthum durch Intussusception wie bei den Stärkekörnern nicht stattfindet.

Die Entstehung der Aleuronkörner ist aber einfach eine Dissociation, welche durch Wasserverlust des Samens zu Stande kommt, und beim Keimen geht der Zellinhalt zunächst mehr oder weniger vollständig auf eine Vereinigung der Grundmasse mit der Substanz der Proteïnkörner zurück.

Die Bildung der Krystalloide verfolgte Pfeffer an Ricinus und Euphorbia segetum; jene und die Globoide treten etwa gleichzeitig auf, schon ziemlich früh und wachsen beide allmälig heran, während die Trübung des Zellinhaltes zunächst noch etwas zunimmt. Sie liegen meist schon früh unmittelbar neben einander, aber völlig umschlossen von der trüben Masse; die Vacuolen, welche Gris (Recherches sur la germination Pl. I. Fig. 10—13) abbildet, sind durch die sehr leicht eintretende Desorganisation des Zellinhalts entstandene Artefacte. — Die Krystalloide sind von Anfang an scharfkantig, und sobald ihre Grösse es erkennen lässt, sind sie auch in der Gestalt übereinstimmend mit den fertigen Krystalloiden. Die Umhüllung von Krystalloid und Globoid mit amorpher Hüllmasse erfolgt erst, wenn die Krystalloide ausgewachsen sind und die Austrocknung des Samens beginnt.

Bei der Keimung lösen sich die Krystalloide sowohl von aussen als von innen, nachdem zunächst die Hüllmasse verschwunden ist, auch persistiren zunächst die Hüllhäutchen, die aber allmälig unsichtbar werden. Auch die Globoide lösen sich (wohl in Folge der sauren Reaction, welche das Gewebe annimmt), und zwar bei allen Samen von aussen nach innen. Die krystalloidfreien Aleuronkörner gehen bei der Keimung des Samens zunächst, indem sie aufquellen, auf die Gestalt zurück, welche sie im reifen, aber noch wasserhaltigen Samen hatten, dann beginnt die allmälige Mischung mit der Substanz der Grundmasse; dabei kann man zuweilen eine bestimmte Lösung von aussen oder innen verfolgen, doch fliessen sie auch wie schleimige Massen in einander. Diese Veränderungen treten schon bei den ersten Regungen des Keimlebens hervor; gleichzeitig erfolgt dann auch Stärkebildung im Inhalt der Zellen.

§ 9. **Die Stärkekörner**[1]. Die unter günstigen Bedingungen vegetirenden Pflanzen erzeugen durch Assimilation mehr bildungsfähige, organisirbare Substanz, als sie gleichzeitig zum Wachsthum der Zellen nöthig haben und verwenden können. Diese Stoffe werden in irgend einer Form in den Zellen selbst aufgespeichert, um später zur Verwendung zu kommen. Wir sahen schon im vorigen Paragraphen, wie dies bei den eiweissartigen protoplasmabildenden Stoffen und den Fetten oft geschieht. In weit grösserer Menge wird eine andere, im eminentesten Sinne organisirbare Substanz, die Stärke, im Voraus gebildet und vorläufig in organisirter Form für späteren weiteren Gebrauch aufgespeichert. Die Stärke erscheint immer in organisirter Form, in soliden Körnern von concentrisch geschichtetem Bau, welche anfangs als punctförmige Massen im Protoplasma auftreten und in diesem liegend fortwachsen; gelangen sie später in den Zellsaft, kommen sie ausser Contakt mit dem sie ernährenden Protoplasma, so hört ihr Wachsthum auf[2]. — Jedes Stärkekorn besteht aus Stärkesubstanz, Wasser und sehr kleinen Mengen mineralischer Stoffe (Asche). Die erstere ist ein Kohlehydrat von derselben procentischen Formel wie die Cellulose, mit der sie überhaupt unter allen bekannten Stoffen in chemischer und morphologischer Hinsicht die meiste Aehnlichkeit besitzt. Die Stärkesubstanz tritt aber in jedem Korn in zweierlei Modificationen auf, einer leichter löslichen, welche mit Jodlösungen unter Assistenz von Wasser eine schön blaue Färbung annimmt (Granulose) und einer schwerer löslichen, welche in ihren Reactionen dem Zellstoff näher steht (Stärke-Cellulose). An jedem sichtbaren Puncte eines Stärkekorns sind beide Stoffe beisammen, wird daher die »Granulose« extrahirt, so bleibt die »Cellulose« als Skelet zurück; dieses zeigt die innere Organisation des ganzen Kornes, ist aber minder dicht, substanzärmer, sein Gewicht beträgt von dem des ganzen Korns nur wenige (etwa 2—6) Procente. Da nun die Granulose bei weitem überwiegt und an jedem sichtbaren Puncte des Kornes vorhanden ist, so zeigt dieses bei der Jodreaction in seiner ganzen Ausdehnung die blaue Granulosefärbung.

Die Stärkekörner haben immer gerundete Formen, und ihre innere Organisation bezieht sich auf ein in ihnen selbst liegendes Bildungscentrum; die jungen kleinen Körper scheinen immer kugelig zu sein; da ihr Wachsthum aber fast immer ungleichmässig ist, so ändert sich diese Form ins Eirunde, Linsenförmige, gerundet Polyedrische u. s. w.

Die innere Organisation des Stärkekornes wird vorzugsweise aus der verschiedenen Vertheilung des Wassers in ihm (des Organisationswassers) erkannt. Jeder sichtbare Punct des Kornes enthält neben »Granulose« und »Cellulose« auch Wasser. Ganz allgemein nimmt der Wassergehalt von aussen nach innen hin zu und erreicht in einem bestimmten Punct des Innern sein Maximum. Mit zunehmendem Wassergehalt sinkt die Cohäsion und die Dichte, so wie der Brechungsindex für Licht, worauf z. Th. die Wahrnehmbarkeit dieser Verhältnisse beruht.

1) Nägeli: »die Stärkekörner« in pflanzenphys. Unters. Heft II. und Sitzungsber. d. k. bayer. Akad. d. Wiss. 1863. — Sachs: Handb. der Exp. Phys. Leipzig 1865, § 107. — Das hier Mitgetheilte wesentlich nach Nägeli's Arbeiten.

2) Davon scheinen nach Hofmeister die Stärkekörner im Milchsaft der Euphorbien eine Ausnahme zu machen; über ihre Entwickelung ist aber nichts bekannt; jedenfalls enthält der Milchsaft protoplasmabildende Stoffe, Eiweissstoffe, die sich vielleicht auch hier an der Erzeugung der Stärkekörner betheiligen.

Diese Aenderung des Wassergehalts im Korn ist aber keine stetige, sondern sprungweise wechselnd. Auf die äusserste wasserärmste Schicht folgt, scharf abgegrenzt, eine wasserreiche Schicht, auf diese wieder eine wasserärmere u. s. f., bis die innerste wasserärmere dichtere Schicht endlich einen sehr wasserreichen Theil, den Kern, umgiebt. Alle Schichten eines Korns sind um diesen Kern, als ihr gemeinsames Centrum, gelagert, aber nicht jede Schicht ist continuirlich um den ganzen Kern ausgebildet; bei kleinen kugeligen Körnern mit wenigen Schichten ist dies allerdings der Fall; wird ihre Zahl bei dem Wachsthum aber grösser, so vermehrt sich die Schichtenzahl am stärksten in der Richtung des stärksten Wachsthums; diese ist die gradlinige und krummlinige Verlängerung der Richtung des schwächsten Wachsthums; die so gegebene Linie heisst die Axe des Korns; sie geht jederzeit durch den Kern.

Das Wachsthum der Stärkekörner geschieht ausschliesslich durch Intussusception; es werden neue Partikel des Bildungsstoffes zwischen die schon vorhandenen sowohl in radialer als tangentialer Richtung eingeschoben, wobei zugleich der Wassergehalt der einzelnen Stellen sich ändert. Die jüngsten, sichtbaren, kugeligen Stärkekörner bestehen aus dichter, wasserarmer Substanz, in dieser bildet sich später der centrale wasserreiche Kern; in letzterem kann sich ein centraler Theil verdichten und in diesem nach hinreichender Vergrösserung wieder ein weicherer Kern auftreten; es kann aber auch, nachdem ein weicherer Kern umgeben von einer dichten Schicht durch Differenzirung des ursprünglich dichten Korns entstanden ist, in der dichten Schicht eine neue weiche auftreten und so in zwei dichte Schichten gespalten werden, deren innere den weichen Kern umschliesst. Die Schichten nehmen durch Einlagerung an Dicke und Umfang zu. Hat eine Schicht eine bestimmte Dicke erreicht, so differenzirt sie sich bei fernerem Wachsthum in drei Schichten. Ist es eine dicke Schicht, so lagert sich in ihre Mittelfläche wasserreiche Substanz ein, es entsteht in der dichten Schicht, die nun in zwei Lamellen spaltet, eine minder dichte Schicht. Wird aber eine wasserreiche Schicht hinreichend dick, so kann ihre mittlere Lamelle sich verdichten, es entsteht eine neue dichte Schicht zwischen zwei Lamellen einer minder dichten. Dieser Vorgang der Spaltung der Schichten hängt von ihrem Dickenwachsthum ab, und da dieses selbst dort am stärksten ist, wo die Schichten von dem langen Schenkel der Wachsthumsaxe geschnitten werden, so erfolgen hier die Spaltungen, d. h. die neuen Schichtenbildungen am häufigsten, auf der entgegengesetzten Seite des Kernes am seltensten, sie können hier ganz aufhören. Die Schichten der rascher wachsenden Seite des Kornes werden, indem sie nach der langsam wachsenden Seite umbiegen, immer dünner und keilen sich endlich aus. — Linsenförmige Körner (z. B. im Endosperm von Triticum vulgare) haben einen linsenförmigen Kern, ihre Schichten wachsen am stärksten nach allen Radien eines durch diesen gelegten grössten Kreises und spalten sich hier am häufigsten, der Kern bleibt central. Findet dagegen das Wachsthum nach einer Richtung statt (z. B. in den ovoidischen Körnern der Kartoffelknolle), so wird der Kern excentrisch, er entfernt sich immer mehr von dem Schwerpunct des Kornes und ist in diesem Falle kugelig; bei manchen ellipsoidischen (in den Cotyledonen der Erbse und Bohne) oder langezogenen Körnern ist der Kern in der Richtung der grössten Axe gestreckt.

Sehr häufig bilden sich in einem jungen, kleinen Korn zwei Kerne; um jeden

derselben erfolgt Schichtenbildung, und zwar ist das Wachsthum am stärksten in der Verbindungslinie; die Kerne entfernen sich immer mehr von einander; dadurch entsteht eine Spannung in den wenigen gemeinsamen Schichten, welche beide umgeben, diese führt zur Bildung eines inneren Spaltes, der zur Verbindungslinie beider Kerne rechtwinkelig liegt: er setzt sich bis nach aussen hin fort, und das Korn zerfällt in zwei Bruchkörner, die indessen noch an einander adhäriren können. Wiederholt sich diese Theilung öfter, so entstehen ganz zusammengesetzte Körner, welche aus zahlreichen Bruchkörnern bestehen, deren Zahl bis hoch in die Tausende steigen kann (z. B. im Endosperm von Spinacia und Avena).

Ganz zusammengesetzte Körner mit 2—10 Bruchkörnern, häufig maulbeerförmig aussehend, sind im Parenchym rasch wachsender Pflanzen (z. B. Keimpflanzen von Phaseolus, Stamm von Cucurbita) ungemein häufig. Derartige Körner sind ihrer Entstehung nach verschieden von den zusammengewachsenen Körnern, wie sie sich im Chlorophyll bilden; hier sind anfangs viele kleine Körner vorhanden, die erst bei weiterer Vergrösserung sich berühren und adhäriren (vergl. Fig. 45).

Halb zusammengesetzte Stärkekörner entstehen, wenn in einem Korn neue Kerne und sie umgebende Schichtencomplexe sich bilden, nachdem jenes bereits mehrere Schichten gebildet hat. Die Theilkörner erscheinen daher in den Schichtencomplex des Mutterkornes eingehüllt; auch hier entstehen durch ungleiches Wachsthum der gemeinsamen und der jedem Theilkorn eigenen Schichten Spannungen, die endlich zur Bildung von Rissen führen, diese verlängern sich aber meist nicht bis nach aussen; die Theilkörner bleiben vereinigt.

a) Das Wachsthum der Stärkekörner durch Intussusception muss aus folgenden Ueberlegungen gefolgert werden. Angenommen, es fände die Schichtenbildung durch Auflagerung von aussen statt, so müsste man auch Körner finden, deren äusserste Schicht eine wasserreiche wäre; dies kommt aber niemals vor, die äusserste Schicht ist jederzeit die dichteste, wasserärmste. Ferner müsste bei jener Annahme der Kern die Beschaffenheit der jüngsten Körner haben, aber der Kern ist immer weich, die jüngsten Körner dicht. Die Appositionstheorie wäre nur dann im Stande, die Bildung der halb zusammengesetzten Körner zu erklären, wenn man annähme, dass die gemeinsamen Schichten eines mit Theilkörnern versehenen Kornes nachträglich sich um zwei oder mehr vorher isolirte Körner herumgelegt hätten, dann müssten aber die gemeinsamen Schichten eine andere Form haben und die Sprünge im Inneren solcher Körner blieben unerklärt. Die Appositionstheorie ist endlich nicht im Stande, Rechenschaft zu geben, warum bei Theilkörnern immer das stärkste Wachsthum in der Verbindungslinie ihrer Kerne erfolgt (Fig. 49). Die etwaige Annahme einer Anlagerung neuer Schichten von innen würde voraussetzen, dass die Stärkekörner wenigstens zeitweilig hohle Blasen seien, was niemals beobachtet wird: diese Annahme ist ausserdem unfähig, die bei der Bildung der Bruch- und Theilkörner statthabenden Vorgänge zu erklären, und bei dem Allen würde diese Hypothese doch noch ein Wachsthum durch Intussusception, nämlich in der Richtung der Schichtenflächen annehmen müssen. — Das Wachsthum der Stärkekörner durch Intussusception allein liefert die einfachste Erklärung aller Erscheinungen, es darf nach Nägeli's Deductionen als völlig sichere Thatsache betrachtet werden. — Der Bildungsstoff, welcher von aussen her in das einmal angelegte Korn eindringt und dort in Form neuer Stärketheilchen sich einlagert, ist natürlich gelöst, seiner chemischen Beschaffenheit nach aber noch nicht sicher bekannt; gelöste Stärke lässt sich in der Pflanze niemals nachweisen, am wenigsten in solchen Zellen, wo lebhafte Bildung und Wachsthum von Stärkekörnern beobachtet wird; es ist aber wahrscheinlich, dass

eine im Protoplasma enthaltene Zuckerlösung das Material ist, aus welchem sich durch weitere chemische und physikalische Veränderungen Stärketheilchen bilden. Die Stärke wird leicht durch verschiedene Einflüsse in Zucker verwandelt. — Aus verschiedenen Thatsachen (z. B. der Entstehung der radialen Sprungflächen durch Austrocknung) ist zu schliessen, dass die Stärkemoleküle nicht nur in der Richtung der Radien eine bestimmte Lagerung haben, sondern auch tangential innerhalb jeder Schicht in bestimmter Weise geordnet sind. Eine dem entsprechende, als radiale Streifung erscheinende Lamellenstructur und Areolenbildung wird aber nur selten und unsicher beobachtet.

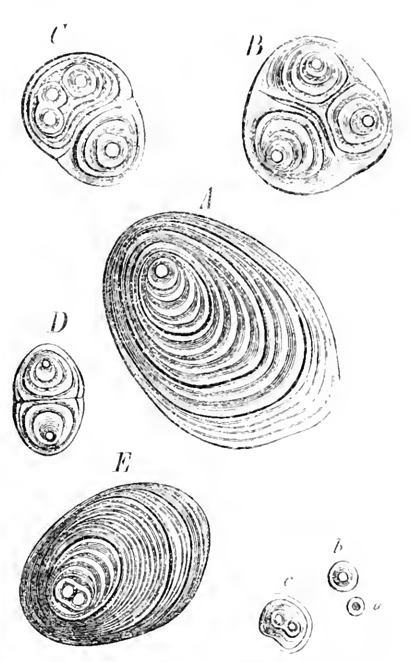



Fig. 49. Stärkekörner aus einer Kartoffelknolle (800). A ein älteres einfaches Korn; B ein halb zusammengesetztes Korn, C, D ganz zusammengesetzte Körner; E ein älteres Korn, dessen Kern sich getheilt hat; a ein sehr junges Korn, b ein älteres, c noch älter mit getheiltem Kern.

Das Wachsthum durch Intussusception beruht auf der Durchdringbarkeit aller Theile des Korns für Wasser und wässerige Lösungen. Diese ihrerseits kann nur dadurch erklärt werden, dass die Stärkesubstanz nicht ein Continuum ist, sondern aus einzelnen unsichtbar kleinen Partikeln besteht, deren jedes Anziehung zum Wasser besitzt und sich mit einer Wasserhülle umgiebt; durch diese Wasserhüllen sind die Stärketheilchen (Moleküle) von einander getrennt, je kleiner in einem gegebenen Volumen eines Stärkekorns die Moleküle sind, desto zahlreicher sind diese Wasserhüllen, desto wasserreicher also das betreffende Stärkevolumen; dazu kommt noch aus rein mechanischen Principien die Folgerung, dass in diesem Falle die Wasserhüllen dicker werden, dass sie dagegen mit zunehmender Grösse der Moleküle dünner werden, die Moleküle also näher zusammenrücken. Demnach bestehen die wasserreichen Schichten aus kleinen Molekülen, die durch dicke Wasserhüllen getrennt sind; die dichten wasserarmen Schichten aus grösseren Molekülen mit dünneren Wasserhüllen. Die innere Organisation beruht also auch hier auf einer bestimmten Zusammenlagerung von Wasser und Substanz. die Schichtung eines Stärkekorns verschwindet ebenso, wie die einer Zellhaut, wenn ihm das Wasser entzogen wird (z. B. durch Verdunstung oder Einwirkung absoluten Alkohols u. dergl.), weil die wasserreichen Schichten alsdann den wasserarmen gleichartig werden und der Unterschied der Lichtbrechung in beiden aufhört; ebenso verschwindet auch hier die Schichtung, wenn die Substanz des Korns durch chemische Mittel (verdünnte Kalilösung) zur Einlagerung sehr grosser Wassermengen disponirt wird; die dichtern Schichten lagern relativ mehr Wasser ein, sie werden daher den wasserreichen Schichten ähnlich, ihre Unterscheidbarkeit hört also ebenfalls auf.

Ausser der sprungweisen Differenzirung des Wassergehaltes, die sich als Schichtung zu erkennen giebt, findet in jedem Korn von aussen nach innen hin Zunahme des Wasserreichthums statt; es wird dies theils aus der Lichtbrechung erkannt, theils aus der stetigen Abnahme der Cohäsion von aussen nach innen. Wird nämlich den frischen Stärkekörnern das Wasser entzogen, so bekommen sie Rissflächen, welche die Schichten rechtwinkelig durchbrechen; im Innern bildet sich eine Höhlung, von welcher die Risse ausstrahlen; diese werden um so enger, je weiter sie nach aussen dringen, in der Mitte sind sie am weitesten. Daraus folgt, dass bei der Austrocknung der stärkste Wasserverlust im Innern eintritt, dass dies stetig nach aussen abnimmt; aber es folgt auch zugleich, dass die

Cohäsion der Schichten in tangentialer Richtung (rechtwinkelig zu den Rissflächen) geringer ist als in radialer Richtung, dies weist darauf hin, dass innerhalb jeder Schicht die Wasserablagerung in tangentialer Richtung stärker ist als in radialer.

Wenn einem frischen oder doch mit Wasser durchtränkten Stärkekorn letzteres entzogen wird, so zieht es sich zusammen, die zurückbleibenden festen Moleküle rücken näher zusammen, wenn die Wasserschichten zwischen ihnen sich verdünnen; etwas Aehnliches geschieht, wenn dem Korn seine Granulose entzogen wird; das zurückbleibende Cellulose-skelet des Kornes ist, auch von Wasser durchtränkt, viel kleiner als das intakte Korn. Es beruht dies möglicher Weise darauf, dass die nun blos noch aus Cellulose bestehenden Moleküle geringere Anziehung zum Wasser haben und dünnere Hüllen besitzend näher zusammenrücken, es könnte aber auch darauf beruhen, dass sich die Zahl der Moleküle verringert.

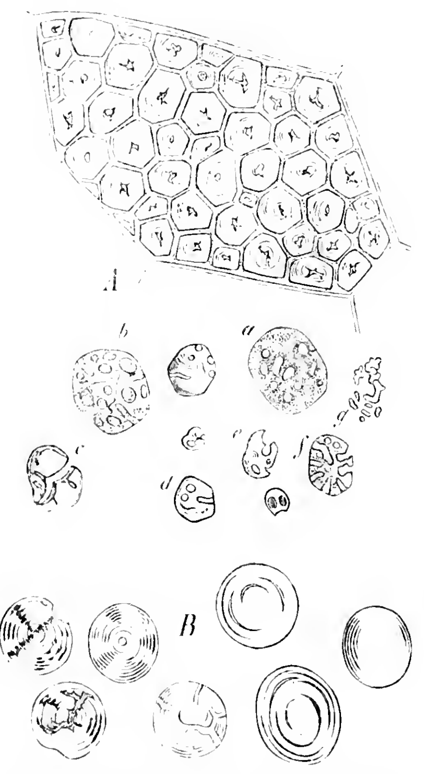



Fig. 50. A eine Zelle des Endosperms von Zea Mais mit dicht gedrängten, deshalb polyedrisch geformten Stärkekörnern erfüllt; zwischen den Körnern liegen dünne Platten von vertrocknetem feinkörnigem Protoplasma; durch Austrocknung sind im Innern der Körner kleine Hohlungen und Risse entstanden. a–g Stärkekörner aus dem Endosperm eines keimenden Maissamens. — B Stärkekörner (linsenförmige) aus dem Endosperm eines keimenden Samens von Triticum vulgare; die beginnende Einwirkung des Lösungsmittels macht sich zunächst durch deutlicheres Hervortreten der Schichtung bemerklich (800).

b) Die Extraction der Granulose der Stärkekörner mit Zurücklassung eines Granulosenskelets kann auf sehr verschiedene Weise bewerkstelligt werden: 1) durch Mazeration im Speichel bei erhöhter Temperatur; bei der Stärke von Canna indica ist die Extraction bei 35—40° C. nach H. v. Mohl langsam, bei 50—55° C. in wenig Stunden vollendet; eine geringere Temperatur genügt für Weizenstärke, eine höhere ist für die Kartoffel erforderlich. Nägeli giebt im Allgemeinen 40—47° C an. 2) Nach Melsens soll eine ähnliche Extraction auch durch organische Säuren, Diastase, Pepsin eintreten; 3) nach Nägeli gelingt sie auch bei sehr langsamer Einwirkung von Salzsäure oder Schwefelsäure, die mit Wasser so verdünnt ist, dass sie die Stärkekörner nicht quellen macht; 4) nach Franz Schulze wird die Granulose durch gesättigte Kochsalzlösung, welche ein Procent (wasserfreie) Salzsäure enthält, bei 60° C. in 2—4 Tagen ausgezogen; das Residuum, welches die Organisation des Stärkekorns noch vollkommen zeigt, betrug nach Dragendorff 5,7 Procent bei der Kartoffelstärke, 2,3 Procent bei der Weizenstärke. — Diese Skelete färben sich mit Jod gar nicht (Nägeli's Schwefelsäurepräparat nach 5/4jähriger Extraction) oder sie werden kupferroth, stellenweise, wo die Extraction unvollkommen war, bläulich. Sie sind in kochendem Wasser nicht quellbar (liefern keinen Kleister). Bei 70° C. wird nach v. Mohl das ganze Stärkekorn von Speichel gelöst, das bei 40—55° C. hergestellte Skelet aber ist gegen Speichel von 70° unempfindlich.

Innerhalb der lebenden Zelle kann die Stärke in sehr verschiedener Weise gelöst werden, wahrscheinlich geschieht es hier meist unter dem Einfluss des Protoplasma oder doch unter Mitwirkung stickstoffhaltiger Verbindungen des Zellsaftes. Zuweilen beginnt die Lösung ähnlich wie bei den obigen Extractionen mit Entfernung der Granulose, während die

Cellulose zurückbleibt; doch findet dies oft nur stellenweise statt: die Extraction schreitet an einzelnen Stellen von aussen nach innen vor; die extrahirten Stellen färben sich mit wässrigem Jod kupferroth, die übrige Masse blau, dann zerfällt das Korn in Stücke, die endlich völlig gelöst werden. (Im Endosperm des keimenden Weizens Fig. 50 *B*.) In anderen Fällen beginnt die Auflösung ebenfalls an einzelnen Stellen des Umfangs, es wird jedoch sofort die ganze Substanz fortschreitend gelöst, es bilden sich Löcher, endlich zerfällt das Korn auch hier in Stücke (Zea Mais Fig. 50 *A*). In den Cotyledonen der keimenden Bohne beginnt die Auflösung der ellipsoidischen Körner von innen; noch bevor sie in Stücke zerfallen, wird die Granulose oft so vollständig ausgezogen, dass sie mit Jod kupferrothe, stellenweise bläuliche Färbung annehmen; später wird Alles gelöst. In der keimenden Kartoffel und dem Wurzelstock von Canna lanuginosa dagegen schreitet die Auflösung der Körner von aussen nach innen, Schicht um Schicht wegnehmend, vor. Wahrscheinlich kommt es hier wie bei der Einwirkung des Speichels darauf an, ob das Lösungsmittel langsam wirkend zuerst die Granulose extrahirt oder energisch eingreifend die ganze Substanz löst; Beobachtungen an Keimpflanzen derselben Art, die sich bei verschiedener Temperatur entwickeln, würden hier vielleicht entsprechende Unterschiede zeigen.

c) Löslichkeit, Quellung. Werden Stärkekörner in kaltem Wasser zerdrückt, so tritt ein kleiner Theil der Granulose als Lösung aus, Zusatz von Jod bewirkt eine Fällung feinkörniger blauer Häute[1]). Mit feinem Sand zerriebene Stärkekörner sollen eine wirkliche Granuloselösung an kaltes Wasser abgeben. Andere Flüssigkeiten, wie verdünnte Säuren, bewirken nicht sowohl eine Lösung der Stärke, als vielmehr Umwandlung derselben in andere Stoffe (Dextrin, Dextrose), die sich nun lösen.

Wasser von wenigstens 55 °C. bewirkt bei den grösseren, wasserreicheren Stärkekörnern Aufquellen und Kleisterbildung, bei kleinen, dichteren beginnt dies nach Nägeli mit 65°. Im trockenen Zustande erhitzt, werden sie bei etwa 200 °C. so verändert, dass nachherige Befeuchtung Quellung verursacht; die Substanz wird dabei aber chemisch verändert, in Dextrin verwandelt. — Bei der Kleisterbildung quellen zuerst die wasserreicheren inneren Theile; die äusserste Schicht quillt kaum, sie wird zersprengt und bleibt lange Zeit, selbst nach Zerfällung der inneren Partieen in kleine Partikeln, als Haut mit Jod nachweisbar. Eine ähnliche Wirkung bringt eine schwache kalte Kali- oder Natronlösung hervor; das Volumen eines Korns kann dabei auf das 125 fache steigen und soviel Flüssigkeit eingelagert werden, dass das gequollene (verkleisterte) Korn nur noch 2—$^1/_2$ Procent Substanz enthält.

**§ 10. Der Zellsaft.** Man kann das Wort Zellsaft in einem weiteren und engeren Sinne verstehen. In jenem würde es die Gesammtmasse aller Flüssigkeiten bedeuten, mit denen die Zellhaut, der Protoplasmakörper und alle anderen organisirten Gebilde der Zelle durchtränkt sind, und gleichzeitig die in den Vacuolen des Protoplasma enthaltenen Säfte umfassen; in einem engeren Sinne pflegt man wohl auch nur diese letzteren als Zellsaft zu bezeichnen. Jedenfalls hat man Gründe, die Zusammensetzung des Zellsaftes für eine sehr verschiedene zu halten, je nachdem er im Protoplasma, im Chlorophyll, der Zellhaut, den Stärkekörnern einer und derselben Zelle verbreitet (imbibirt) ist oder sich als Vacuolenflüssigkeit vorfindet; die letztere mag im Allgemeinen das Reservoir darstellen, aus welchem die organisirten, imbibitionsfähigen Theile der Zelle ihre Bedürfnisse befriedigen, in welchem sich aber auch andererseits die überschüssig gewordenen löslichen Assimilations- und Stoffwechselproducte und aufgenommenen Nährstoffe zeitweilig ansammeln. Ein Bestandtheil des Zellsaftes, das Wasser, ist der Vacuolenflüssigkeit und den durchtränkten geformten Gebilden immer gemeinsam. — Die Betheiligung des Zellsaftwassers am ganzen Aufbau der Zelle ist im Einzelnen bereits

1) Ueber wirkliche Löslichkeit der Stärke vergleiche man meine Bemerkungen im Handbuch der Experimentalphysiol. p. 410.

in den vorigen Paragraphen vielfach hervorgehoben worden. Seine Bedeutung für die Zelle ist eine sehr mannigfaltige; einmal ist es das allgemeine Lösungs- und Transportmittel der Nahrungsstoffe innerhalb der Zelle; das Wasser selbst tritt vielfach ein in die chemische Formel der in der Pflanze erzeugten Stoffe, seine Elemente sind bei der Erzeugung der assimilirten Stoffe wesentlich: zum Aufbau der organisirten Gebilde, der Zellhaut, der Protoplasmagebilde und Stärkekörner ist es unentbehrlich (Organisationswasser); das Wachsthum des ganzen Zellkörpers hängt von der Wasseraufnahme, der Anhäufung des Zellsaftes als Vacuolenflüssigkeit unmittelbar ab (vergl. Fig. 1, 41, 42); die Zunahme des Umfangs zumal rasch wachsender Zellen ist der Anhäufung des Saftes in ihnen nahezu proportional. Der hydrostatische Druck, den die Vacuolenflüssigkeit auf Protoplasmaschlauch und Zellwand übt, wirkt mit bei der Gestaltung der Zelle.

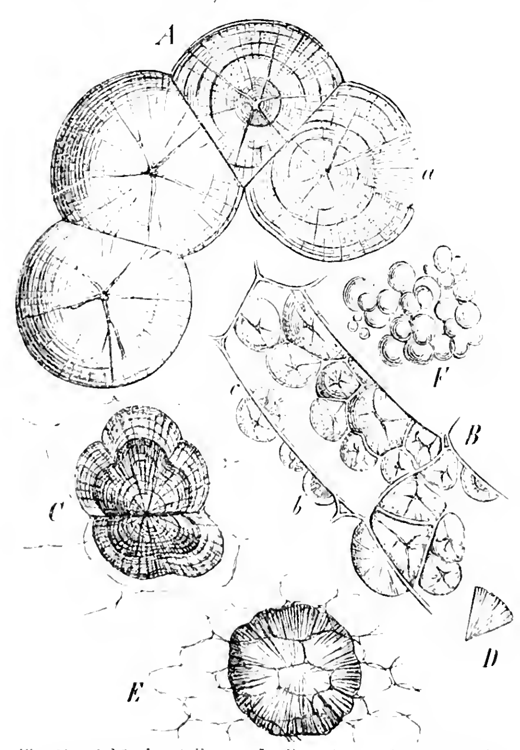



Fig. 51. Sphärokrystalle von Inulin. *A* aus einer wässerigen Lösung nach 2½ Monaten abgesetzt; bei *a* beginnende Einwirkung von Salpetersäure. — *B* Zellen der Wurzelknolle von Dahlia variabilis; ein dünner Schnitt hatte 24 Stunden in Alkohol von 90 Proc. gelegen und war dann in Wasser getaucht worden. *C* zwei Zellen mit halben Sphärokrystallen, die ihr gemeinsames Centrum in der Mitte der trennenden Zellwand haben; aus einem 8 Mill. dicken Internodium am Gipfel einer ältern Pflanze von Helianthus tuberosus, welches längere Zeit in Alkohol gelegen; — *D* Bruckstück eines Sphärokrystalls; — *E* ein grosser, viele Zellen umfassender Sphärokrystall aus einem grösseren Knollenstück von Hel. tub. nach längerem Liegen in Alkohol — *F* Inulin nach Verdunstung des Wassers aus einem dünnen Schnitt aus dem Knollen von Hel. tub. (nach 550mal. Vergr.; *E* schwächer vergr.).

Die im Wasser des Zellsaftes gelösten Stoffe, theils von aussen her aufgenommene Salze, theils in der Pflanze selbst durch Assimilation und Stoffwechsel erzeugte Verbindungen, sind als solche nicht unmittelbar Gegenstand morphologischer Betrachtung, auf die wir uns hier einstweilen beschränken. — Zuweilen enthält der Zellsaft jedoch Stoffe, welche innerhalb der Zellen durch einfache Reactionen in charakteristischen Formen sich ausscheiden oder von Natur in bestimmten Gestalten, als Tropfen oder Körner auftreten. Zu den erstgenannten gehört zunächst das Inulin.

Im Zellsaft mancher Compositen findet sich das Inulin[1]), ein der Stärke und dem Zucker nahverwandter Stoff, gelöst. In dem durch Auspressen oder Auskochung gewonnenen Saft fällt es von selbst nach einiger Zeit in Form eines weissen, feinkörnigen Niederschlages zu Boden. Aus Lösungen krystallisirt es in Form sogenannter Sphärokrystalle (Fig. 51 *A*), welche aus strahlig angeordneten krystallinischen Elementen bestehen. Innerhalb der Zellen kann es als feinkörniger Niederschlag durch Austrocknung oder durch rasche Wasserentziehung mittels Alkohols (Fig. 51 *F*) sichtbar gemacht werden. Häufig schlägt es sich schon nach Eintauchen dünner Schnitte des Gewebes in Alkohol in Form kleinerer Sphärokrystalle in den Zellen nieder, die zumal nach Zusatz von Wasser deutlich werden

1) Sachs: botan. Zeitg. 1864, p. 77. — Prantl: das Inulin, ein Beitrag zur Pflanzenphysiologie. Preisschrift. München 1870. — Dragendorff: Materialien zu einer Monographie des Inulins. Petersburg 1870.

(Fig. 51 *B*); viel grösser erhält man sie, wenn (ganze Acetabularien oder) grosse Stücke von inulinhaltigen Geweben (Knollen und Stämme von Dahlia und Helianthus tuberosus) längere Zeit in Alkohol oder in Glycerin liegen; im letzteren Falle umfasst ein Sphärokrystall sehr häufig viele Zellen des Gewebes (Fig. 51 *E*), ein Beweis, dass die krystallinische Anordnung durch die Zellwände nicht wesentlich gestört wird. Aehnliche Formen wie in *B* (Fig. 51) bilden sich, wenn inulinhaltige Gewebe gefrieren; sie lösen sich nach dem Aufthauen im Zellsaft nicht wieder auf. — Da die Sphärokrystalle aus radial gestellten, das Licht doppeltbrechenden krystallinischen Elementen bestehen, so zeigen sie im polarisirten Licht das unter solchen Umständen zu Stande kommende Kreuz. Sie sind nicht quellungsfähig, lösen sich in sehr viel kaltem Wasser langsam, in wenig warmem Wasser von 50—55⁰C. schnell; in Kalilösung, Salpetersäure und Salzsäure lösen sie sich leicht, immer von aussen her abschmelzend; durch Kochen in sehr verdünnter Schwefel- oder Salzsäure wird das Inulin sofort in Glycose übergeführt. Jodlösungen (in Alkohol oder Wasser) dringen wohl in die feinen Spalten der Sphärokrystalle ein, bedingen aber keine eigentliche Färbung. An diesen Reactionen sind die Inulingebilde leicht und sicher zu erkennen. Werden inulinreiche Gewebemassen (Knollen von Inula Helenium, Helianthus tuberosus, Wurzeln von Taraxacum officinale und anderen Compositen) im lufttrockenen Zustand untersucht, so findet man die Parenchymzellen mit kantigen, unregelmässigen, glänzenden, farblosen Stücken erfüllt, die sich in polarisirtem Licht als krystallinisch erweisen und durch die genannten Reagentien als Inulin erkannt werden.

Als ich die Fruchtknoten und unreifen Früchte von Citrus Limonium und C. Aurantium einige Zeit in Alkohol legte, fand ich im Gewebe derselben Concretionen, die den Sphärokrystallen des Inulins der Form nach vollständig gleichen; die chemischen Reactionen und die Löslichkeitsverhältnisse zeigten aber, dass sie nicht aus Inulin bestehen. Pfeffer hat dieselben genauer untersucht und gefunden, dass sie aus Hesperidin (wie es Lebreton erhielt, vergl. Husemann: die Pflanzenstoffe p. 709) bestehen. Auffallend ist, dass nur manche Bäume der genannten Arten Sphärokrystalle liefern, so z. B. die des bot. Gartens in Würzburg; ein Baum im Marburger Garten zeigte sie in seinen unreifen Früchten im Frühjahr 1871, und seitdem nicht wieder. — Sphärokrystalle von organischer Natur (verbrennlich) aber sonst unbekannter organischer Beschaffenheit beschrieben ferner Kraus und Russow; jener fand sie in der Epidermis der Blätter und Stengel von Cocculus laurifolius nach Einwirkung von Alcohol, Glycerin oder selbst von Wasser auf die frischen Zellen. Russow (vergl. Unters. über die Leitbündelkryptogamen Petersburg 1872 p. 109) fand im Blattstiel und Mesophyll von Marattia cicutaefolia und von Angiopteris evecta Sphärokrystalle in lebenden Zellen, welche einen kleinen Krystall oder sonstige Körperchen als centralen Kern umschliessen. Wo die lebenden Zellen diese Gebilde nicht zeigten, erhielt er sie durch Einwirkung von Alkohol; sie hinterlassen bei der Verbrennung viel Asche. Auch in der Rinde von Selaginella Martensii und in tropischen Orchideen fand Russow ähnliche Sphärokrystalle, wenn die Pflanzen längere Zeit in Alkohol gelegen hatten. Alle diese Sphärokrystalle haben nach Russow die Eigenschaft, Karmin aus Lösung aufzuspeichern.

Im Zellsaft der Lebermoose finden sich Bläschen oder Klumpen von eigenthümlichem Aussehen. Nach einer brieflichen Mittheilung Pfeffer's entstehen sie in noch sehr jungen Blättern der Jungermannieen durch Zusammenfliessen oder durch gruppenweise Zusammenlagerung von sehr kleinen Oeltröpfchen (Alicularia scolaris, Radula complanata u. a.). Diese letztern treten gleich anfangs in dem Zellsaft (nicht im Protoplasma) auf und sind als Excrete zu betrachten, die beim Wachsthum keine weitere Verwendung finden (was bei den als Reservestoff aufgespeicherten fetten Oelen der Fall ist). Eine membranartige Hülle umgiebt diese Oelkörper, deren Substanz neben Oel auch aus Wasser und kleinen Mengen eiweissartiger Stoffe besteht. Aehnliche Natur zeigen die im Thallus der Marchantieen bekannten Körper, die bei Lunularia auch noch Gerbstoff enthalten.

Als geformte Bestandtheile des Zellsaftes sind ferner die gerbstoffhaltigen, mit einer dünnen Haut umgebenen kugeligen Tropfen oder Körper zu erwähnen, die sich in ver-

einzelten Zellen vieler gerbstoffreicher Rinden, wie von Salix, Betula, Alnus, Quercus vorfinden (vergl. Nägeli und Schwendener: das Mikroskop 1867 p. 492). Deutlicher ausgebildet sind sie in den beweglichen Gelenken der Blätter von Mimosa pudica, wo Pfeffer (Physiol. Untersuchungen: I. über Reizbarkeit Leipzig 1873 p. 13 ff.) sie sorgfältig untersuchte; sie bestehen hier aus einer ziemlich resistenten dünnen Haut, die eine concentrirte Lösung umschliesst, in welcher viel Gerbstoff enthalten ist. Der stark lichtbrechende Inhalt der Kugeln färbt sich mit Eisenlösungen blau und bildet mit doppelt chromsaurem Kali eine rothbräunliche Masse. Extrahirt man den Inhalt mit alkalischem oder saurem oder alkoholischem Wasser, so bleibt die Haut zurück, die vielleicht eine Verbindung von Gerbstoff mit Eiweiss, eine sogen. Niederschlagsmembran ist, wie solche Traube zuerst dargestellt hat (vergl. III. Buch § 1). Derartige Kugeln finden sich nach Pfeffer auch in einzelnen Rindezellen der Stengel und Blattstiele von Mimosa pudica, sowie in den Blattgelenken von Oxalis stricta (auch in denen von O. Acetosella), nach Meyen in denen von Hedysarum gyrcus, nach Unger auch von Glycirrhiza.

§ 11. Krystalle in Pflanzenzellen[1]. Die im § 7 beschriebenen krystallähnlichen Formen, in denen eiweissartige Stoffe, wohl immer gemengt mit anderen organischen Verbindungen, zuweilen auftreten, sind ziemlich seltene Erscheinungen, die mit den hier zu besprechenden überaus häufig vorkommenden echten Krystallen von Kalksalzen nicht in gleiche Linie gestellt werden dürfen, vielmehr morphologisch und physiologisch wesentlich davon verschieden sind.

Kohlensaurer Kalk kommt, wo er bisher in Pflanzen beobachtet wurde, nicht in Form grösserer Krystalle mit deutlich ausgebildeten Flächen, sondern in Gestalt feinkörniger Einlagerungen vor, deren krystallinische Natur nur durch ihr Verhalten zum polarisirten Licht (Aufleuchten im dunkeln Gesichtsfelde bei gekreuzten Nicols) erkannt wird, während ihre Löslichkeit auch in schwachen Säuren unter Entwickelung von Gasblasen sie (unter den gegebenen Umständen) als kohlensauren Kalk charakterisirt. So tritt derselbe in Form rundlicher Körner im Plasmodium der Physareen (nach De Bary) auf. — Noch feiner zertheilt scheint der den Zellhäuten vieler Meeresalgen (der Acetabularien, Corallinen, Melobesiaceen u. a.) eingelagerte kohlensaure Kalk, deren Consistenz dadurch steinhart und brüchig wird. — Kohlensaurer Kalk findet sich ferner in feinster Zertheilung, in Form mikroskopisch (bei 800 Vergr.) nicht mehr sichtbarer Moleküle in den sogen. Cystolithen, keulenförmigen, in das Lumen der Zellen hineinragenden Auswüchsen der Häute gewisser Zellen der Urticeen und Acanthaceen (s. unten).

Alle anderen bisher in Pflanzen aufgefundenen und genauer untersuchten Krystalle erweisen sich nach ihrer Form, wo diese kenntlich ist, und nach ihren Reactionen, zumal durch ihre Unlöslichkeit in Essigsäure, ihre Lösung ohne Blasenbildung in Salzsäure, als oxalsauren Kalk. Er ist besonders im Gewebe der Krustenflechten, meisten Pilze und Phanerogamen sehr verbreitet und zwar in Form von sehr kleinen Körnchen von krystallinischer Structur, von Drusen, Nadelbündeln (Raphiden) und oft von grossen, schönen Individuen mit völlig ausgebildeten Krystallflächen.

1) Sanio: Monatsber. der Berliner Akad. April 1857, p. 254. — Hanstein: ebenda. 17. Novbr. 1859. — Gg. Holzner: Flora 1864, p. 273, p. 556 und 1867, p. 499. — G. Hilgers, Jahrb. f. wiss. Bot. VI. 1867, p. 285. — Rosanoff: bot. Zeitg. 1865 und 1867. — Solms-Laubach: bot. Zeitg. 1871, No. 31—33. — Pfitzer: Flora 1872, p. 97.

Bei den Pilzen und Flechten sind die krystallinischen Körnchen gewöhnlich klein und nicht im Inneren der Zellen, sondern auf der Aussenseite der Zellwände aufgelagert, nicht selten in so grosser Zahl, dass dadurch das Hyphengewebe undurchsichtig und spröde wird; bei manchen Flechten sind winzige Körnchen von oxalsaurem Kalk in die Membranen des dichten Rindegewebes eingelagert (Psorosma lentigerum, De Bary); nur ausnahmsweise kommen bei den Pilzen krystallinische Ablagerungen im Innern der Zellen vor, so z. B. in Form strahliger Kugeln (Sphärokrystalle) in den Auftreibungen mancher Hyphen des Myceliums von Phallus caninus.

Bei den meisten Algen, den Muscineen und Gefässkryptogamen ist über das Vorkommen oxalsauren Kalkes wenig oder nichts bekannt; desto reichlicher ist er im Gewebe der meisten Phanerogamen zu finden. Bei den Dicotylen tritt er oft in Form prächtig ausgebildeter grosser Krystalle im Zellenlumen auf (z. B. Mesophyll und Blattstiele von Begonien, Stengel und Wurzel von Phaseolus); viel häufiger sind indessen in dieser Klasse Krystalldrusen, (besonders häufig in der Rinde vieler Bäume, im Wurzelstock von Rheum u. a.), die sich einem Kern von protoplasmatischer Substanz auflagern (z. B. Cotyledonen von Cardiospermum Halicacabum), wobei die einzelnen Individuen nur an den freien Aussenseiten vollständig ausgebildet sind. Zuweilen (z. B. in den Haaren von Cucurbita) sieht man auch kleine, schön und allseitig ausgebildete Krystalle im circulirenden Protoplasma eingeschlossen.

Bei den Monocotylen, zumal denen aus den Verwandtschaftskreisen der Liliaceen und Aroideen, treten die Krystalle oxalsauren Kalks meist in Form langer, sehr dünner Nadeln auf, die parallel neben einander liegend sogen. Raphiden (Nadelbündel) darstellen, derart, dass sie gewöhnlich die meist langgestreckten Zellen mehr oder minder vollständig ausfüllen; derartige Nadeln entstehen auch bei der herbstlichen Entfärbung und Entleerung der Blätter vieler Holzpflanzen in grosser Menge, in denen sie während der Vegetationszeit fehlen.

Wo die Krystalle im Lumen der Zelle liegen, und dies ist der gewöhnliche Fall bei den Angiospermen, da sind sie häufig, vielleicht immer mit einem dünnen Häutchen überzogen, welches nach der Auflösung des oxalsauren Kalkes zurückbleibt und wahrscheinlich als ein Protoplasmaüberzug betrachtet werden darf; so ist es nach älteren Angaben Payen's selbst bei den Raphiden, nach eigener Beobachtung und Angaben Anderer auch bei grösseren Einzelkrystallen und Drusen.

**In die Substanz der Zellhaut** eingelagert kommt der oxalsaure Kalk bei den Angiospermen, wie es scheint, nur selten vor; Solms-Laubach (l. c.) nennt verschiedene Arten von Mesembryanthemum (M. rhombeum, tigrinum lacerum, stramineum, Lemanni) und Sempervivum calcareum, bei denen gewisse Schichten der Aussenwand der Epidermiszellen der Blätter mit feinen Körnchen oder (Sempervivum) mit eckigen grösseren Stückchen von krystallinischem oxalsaurem Kalk durchstreut sind. Unter den Monocotylen hat Pfitzer bei Dracaena reflexa, arborea, Draco, umbraculifera wohlausgebildete Krystalle in der verdickten Aussenwand der Blattepidermis und tiefer liegenden Zellen beobachtet.

Sehr verbreitet ist dagegen, nach der Entdeckung von Solms-Laubach, das Vorkommen von Krystallen oxalsauren Kalks in der Substanz der Zellwandungen bei den Gymnospermen, meist in Form kleiner Körnchen von unkennt-

licher Gestalt, aber grosser Zahl, nicht selten aber auch in wohl ausgebildeten Krystallen. Im Bastgewebe aller Stammtheile finden sich derartige Einlagerungen bei den Curpressineen, Podocarpus, Taxus, Cephalotaxus, Ephedra, sie fehlen dagegen bei Phyllocladus trichomanoides, Ginko biloba, Dammara australis und allen untersuchten Abietineen. Die kleinen, eckigen Körnchen oder grösseren Krystallindividuen sind gewöhnlich der erweichten Mittellamelle zwischen den Elementen des Bastgewebes eingelagert. In viel weiterer Verbreitung noch als im Bast kommt der oxalsaure Kalk der Zellmembran eingelagert im primären Rindenparenchym der Zweige und Blätter der Gymnospermen vor, mit etwaiger Ausnahme mancher Abietineen; auch hier ist die Mittellamelle der gemeinsamen Wandung zwischen je zwei Zellen der Sitz der Krystallbildung, ebenso in den Bündeln dickwandiger Zellen unter der Epidermis (z. B. Ephedra). Die in den parenchymatischen Geweben der Gymnospermen vielfach zerstreuten, dickwandigen, oft verzweigten Faserzellen, die sogen. Spicularzellen, enthalten nicht selten in ihren äusseren Schichtencomplexen Krystalle eingelagert, die besonders bei Welwitschia mirabilis (Fig. 52) in grosser Zahl und schönster Ausbildung auftreten. Löst man die Krystalle durch Salzsäure, so behalten die entleerten Höhlungen in der Hautsubstanz vollständig die Form der Krystalle, so dass ein Ungeübter diese selbst noch zu sehen glaubt. Endlich ist auch die verdickte Aussenwand der Epidermis der Gymnospermen häufig mit feinen Körnchen (Welwitschia, Taxus baccata, Ephedra u. a.) oder mit ausgebildeten kleinen Krystallen (Biota orientalis, Libocedrus Doniana, Cephalotaxus Fortunei u. a.) durchstreut.




Fig. 52. Eine halbe Spicularzelle von Welwitschia mirabilis, mit sehr zahlreichen, in die äussere Schicht der sehr dicken Wandung eingelagerten Krystallen von oxalsaurem Kalk.

An diese Einlagerungen in die Zellhaut selbst schliessen sich die von Rosanoff (Bot. Zeitg. 1865 u. 1867) im Marke von Kerria japonica, Ricinus communis, im Blattstiel verschiedener Aroideen (Anthurium, Philodendron, Pothos) entdeckten Krystalldrusen an, welche, im Lumen der Zelle liegend, durch einfache oder verzweigte Zellstofffäden mit der Wandung verbunden und selbst mit einem Zellstoffhäutchen überzogen sind. Pfitzer zeigte später, dass auch die in den Blättern und Zweigen von Citrus vulgaris, so wie die in der Rinde von Salix aurita, Populus italica, Celtis australis, Fagus silvatica, Rhamnus Frangula, Acer opalifolium, Platanus orientalis vorkommenden grossen und schön ausgebildeten Krystalle von einem oft recht dicken Zellstoffhäutchen umschlossen sind, welches seinerseits an einer oder mehreren Stellen mit der Zellwand verwachsen ist.

Die **Krystallformen**, in denen der oxalsaure Kalk in den Pflanzenzellen auftritt, sind ausserordentlich mannigfaltig, eine Folge zunächst des Umstandes, dass diese Verbindung in zwei verschiedenen Krystallsystemen krystallisirt, je nachdem sie mit sechs oder mit zwei Aequivalenten Wasser verbunden ist. Der oxal-

saure Kalk, welcher sechs Aequivalente Krystallwasser enthält $\left(\begin{matrix}CaO\\CaO\end{matrix}\right\} C_4O_6 + 6\,aq\right)$ krystallisirt im quadratischen System, die Stammform desselben ist ein stumpfes Quadratoctaeder (in Brief-Couvert-Form); häufig findet man Combinationen des quadratischen Prisma mit dem stumpfen Octaeder. Die Raphiden gehören aber ihrem Verhalten im polarisirten Licht gemäss nach Holzner in das klinorhombische System, in welchem der oxalsaure Kalk mit zwei Aequivalenten Krystallwasser $\left(\begin{matrix}CaO\\CaO\end{matrix}\right\} C_4O_6 + 2\,aq\right)$ krystallisirt. Die Stammform der zahlreichen hierher gehörigen Combinationen ist ein Hendyoeder, es bildet abgeleitete Formen, welche dem Kalkspath (so z. B. bei den Ablagerungen in der Zellwand), und andere, welche dem schwefelsauren Kalk sehr ähnlich sind. Die Krystalldrusen (Sphärokrystalle) können aus Individuen des einen oder des anderen Systems bestehen.

a) Seiner physiologischen Bedeutung nach ist der oxalsaure Kalk ein bei dem Stoffwechsel entstehendes Nebenproduct, das in der Pflanze keine weitere Verwendung findet, ein Excret, ähnlich wie die ätherischen Oele, Harze und andere oft in Drüsen abgelagerte Stoffe.

Wenn die Krystalle so klein bleiben, dass ihr Volumen im Verhältniss zu dem der Zelle selbst unbeträchtlich erscheint, so behält die letztere ihren gewöhnlichen Charakter, sie kann bewegliches Protoplasma, Zellkern, Chlorophyll und Stärke besitzen (Cucurbita-Haare, Mesophyll von Begonia); füllt dagegen ein Krystall, oder eine Druse, oder ein Raphidenbündel, oder endlich ein Haufen kleiner Krystalle eine Zelle beinahe oder zum grossen Theil aus, so pflegen keine anderen geformten Theile vorhanden zu sein; die Raphiden führenden Zellen zeigen gelockerte, quellende Wände und gewöhnlich sind die Raphidenbündel von einem dicken gummiähnlichen Schleim umgeben. Alle solche, wesentlich als Krystallbehälter dienende Zellen, können den einfachen Drüsen, welche ätherische Oele u. dgl. enthalten, verglichen werden.

b) Die in der erweichten Mittellamelle benachbarter Zellen eingelagerten Krystalle oxalsauren Kalks, wie sie sich im Weichbast der Coniferen finden, entstehen offenbar an Ort und Stelle in der Haut selbst; dagegen zeigte Pfitzer, dass die oben erwähnten Oxalatkrystalle in Citrus vulgaris im Zellenlumen selbst entstehen und erst später von einer durch das umgebende Protoplasma ausgeschiedenen Zellstofflamelle umschlossen werden, die dann an einer oder mehreren Stellen mit der Zellhaut verwächst; ein Gleiches ist für die anderen, von ihm und Rosanoff oben genannten Fälle als sehr wahrscheinlich anzunehmen.

c) Die Cystolithen (Traubenkörper) sind bis jetzt nur bei den Urticeen, Canabineen, Moreen und bei den Acanthaceen (Justicia, Adhatoda) bekannt; bei den drei erstgenannten finden sie sich in vereinzelten, aber zahlreichen Zellen des Hautsystems zumal der Blätter, entweder in erweiterten Epidermiszellen (mancher Ficusarten), die oft aus ampullöser kugeliger Basis sich zu kurzen Stachelhaaren verlängern (Humulus, Broussonetia, Ficus carica u. a.) oder in tiefer liegenden Zellen des Hypoderms der Blattoberseite, wie bei Ficus elastica (Fig. 53). Bei den Acanthaceen sind sie sehr zahlreich im Rindenparenchym in vereinzelten, ebenfalls etwas erweiterten Zellen. In allen diesen Fällen füllt der Cystolith den Zellraum fast ganz aus, der keine anderen Inhaltskörper erkennen lässt. Gewöhnlich gleicht der fertige Cystolith äusserlich einer dichtbeerigen Weintraube mit ihrem Stiel (Fig. 53), welch letzterer bei Broussonetia (wo meist zwei Cystolithen in einer Haarampulle sitzen) an der Seitenwand der Zelle schief angeheftet ist. Der Körper der Cystolithen ist steinhart und brüchig, der Stiel biegsam. Im dunklen Gesichtsfeld zwischen den gekreuzten Nikols finde ich die Cystolithen von Ficus elastica auch in kleinen Bruchstücken nicht leuchtend, sie polarisiren das Licht nicht, der kohlensaure Kalk kann daher nicht in krystallinischer Form abgelagert sein. Von Krystallen oder Drusen ist in dem Körper auch nichts zu erkennen

vergl. Hofmeister Lehre von der Pflanzenzelle p. 180). Setzt man dem Object Essigsäure zu, so sieht man in der Nachbarschaft der Cystolithen Gasblasen (Kohlensäure) sich entwickeln, während die vorher undurchsichtige Substanz der Traube sich von aussen nach innen fortschreitend sehr aufhellt. Zuletzt bleibt ein sehr substanzarmes Skelet organischer Grundmasse übrig, in welcher der kohlensaure Kalk offenbar in feinster Zertheilung eingelagert war; man erkennt keine Hohlungen, aus denen etwa Krystalle verschwunden wären, die Grundmasse ist ganz homogen; auch ist keine Ursache anzunehmen, dass der Kalk zwischen den Schichten der Letzteren eingelagert gewesen sei, da die äussere besonders kalkreiche Partie des Körpers gar nicht geschichtet ist; dagegen ist eine centrale Masse im unmittelbaren Zusammenhang mit dem Stiel vorhanden, die, viel dichter als die peripherische Masse, eine deutliche Schichtung (quer zur Längsaxe des Stiels) und radial ausstrahlende Fasern dichterer Substanz zeigt, die offenbar nur der indirecte Ausdruck einer Streifung (dichterer Lamellen, welche die Schichtung schneiden) sind. Auf Zusatz von Jod in Chlorzink färbt sich der geschichtete und gestreifte Kern der Grundmasse schön dunkelblau, die peripherische Substanz nur hellblau; jene besteht aus dichterem, diese aus sehr rarificirten Zellstoff, zwischen dessen Molekülen die Kalkmoleküle eingelagert waren. — Die Cystolithen entstehen nach Schacht bei Ficus elastica, nach eigener Beobachtung bei Broussonetia als warzenartige Auswüchse der Hautinnenseite ihrer Zellen, die dann am freien, ins Innere hineinragenden Ende keulig aufschwellen und sich mit Kalk imprägniren. Nach Auflösung des Letzteren und Zusatz von Jodlösung erkennt man, dass die Oberfläche des Cystolithen von einem dünnen Häutchen protoplasmatischer Substanz überzogen ist, das die ursprüngliche Sculptur des Ganzen noch vollständig erkennen lässt.

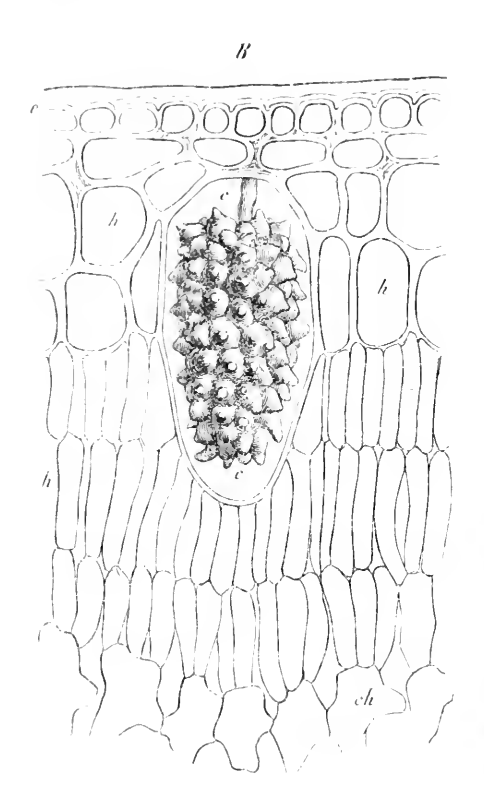



Fig. 53. Cystolith *c c* in einer Zelle des Hypoderms, *h* der Blattoberseite von Ficus elastica, *e* die Epidermis; *ch* das chlorophyllhaltige Blattgewebe.

Zweites Kapitel.

# Morphologie der Gewebe.

§ 12. Begriffsbestimmung. Als Gewebe im weitesten Sinne können wir jede Verbindung von Zellen bezeichnen, welche von einem gemeinsamen (meist aber nicht gleichartigen) Wachsthum beherrscht wird. Derartige Zellenverbände können auf verschiedene Weise zu Stande kommen. — Die betreffenden

Zellen können anfangs isolirt sein, nachträglich während ihres Wachsthums sich berühren und an den Berührungsflächen ihrer Wände so verschmelzen, dass die Grenzfläche zwischen ihnen unkenntlich wird; so geschieht es z. B. bei den durch Theilung entstandenen Schwesterzellen in den Mutterzellen von Pediastrum, Coelastrum, Hydrodictyon; die Schwesterzellen zeigen hier innerhalb der Mutterzelle eine längere Zeit andauernde »wimmelnde« Bewegung, bevor sie sich in einer Fläche (Pediastrum) oder in Form eines sackartig hohlen Netzes (Hydrodictyon) an einander legen und ein Gewebe bildend fortwachsen. In ähnlicher Weise verwachsen die im Embryosack der Phanerogamen durch freie Zellbildung entstandenen Schwesterzellen (Endosperm) unter einander und mit der Haut des Embryosackes selbst, um als geschlossenes Gewebe fortzuwachsen und sich durch Theilung zu vermehren.

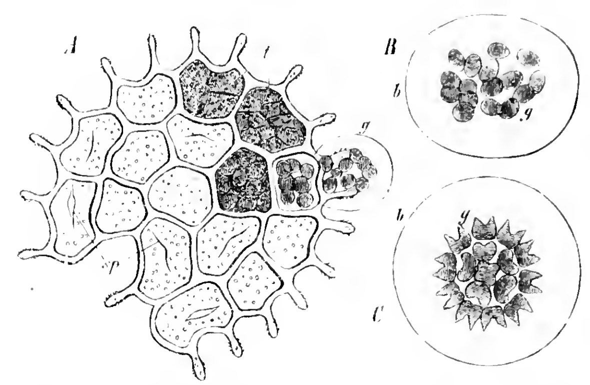



Fig. 54. Pediastrum granulatum, nach A. Braun (400): *A* eine aus verwachsenen Zellen bestehende Scheibe; bei *g* tritt soeben die innerste Hautschicht einer Zelle hervor; sie enthält die durch Theilung des grunen Protoplasma entstandenen Tochterzellen; bei *t* verschiedene Theilungszustände der Zellen; *sp* die Spalten in den bereits entleerten Zellhäuten. *B* die ganz ausgetretene innere Lamelle der Mutterzellhaut, stark erweitert, (*b*) enthält die Tochterzellen *g*, diese sind in lebhaft wimmelnder Bewegung. *C* dieselbe Zellenfamilie $4\frac{1}{2}$ Stunde nach ihrer Geburt, 4 Stunden nach Eintritt der Ruhe der kleinen Zellen; diese haben sich zu einer Scheibe geordnet, welche bereits anfängt, sich zu einer solchen wie in *A* auszubilden.

Bei den Pilzen und Flechten kommt die Gewebebildung dadurch zu Stande, dass dünne, aus Zellreihen bestehende Fäden (die Hyphen) und Zweige derselben von verschiedenem Ursprung neben einander liegend an ihren Spitzen fortwachsen; jeder Faden wächst für sich und mehrt seine Zellenzahl durch Theilung und verzweigt sich vielfach, es geschieht dies aber so, dass die verschiedenen Hyphen an bestimmten Stellen des ganzen Pilz- oder Flechtenkörpers eine übereinstimmende Ausbildung erfahren; so kommen Flächen, Stränge, Hohlgebilde u. s. w. zu Stande, welche, ein gemeinsames Wachsthum zeigend, dennoch aus einzelnen individuell sich entwickelnden Elementargebilden bestehen (Fig. 55).

Mit Ausnahme der genannten und einiger verwandten Fälle kommt aber die Bildung vielzelliger, von gemeinsamem Wachsthum beherrschter Körper in Pflanzenreich immer dadurch zu Stande, dass die durch oft wiederholte Zweitheilung aus gemeinsamen Urmutterzellen entstandenen Gewebezellen schon durch die Art der Scheidewandbildung von Anfang an im Zusammenhang bleiben: die Zellen sind hier, wenigstens anfangs, so vereinigt, dass sie eher wie Kammern in einer einheitlich wachsenden Masse erscheinen (Fig. 56).

Man könnte die beiden zuerst genannten Formen der Gewebebildung als unechte von der letzten als echter unterscheiden; eine scharfe Grenze besteht aber nicht. In vielen Fällen z. B. ist das Endosperm nur seiner ersten Anlage nach ein unechtes Gewebe durch Verwachsung ursprünglich isolirter Zellen entstanden, in seiner weiteren Fortbildung durch Zellentheilung wird es zu einem echten Gewebe (z. B. Ricinus u. a. m.); die Herstellung

von Gewebeflächen geschieht bei der Berindung mancher Algen und der Gattung Chara durch Fortbildung einzelner Zellenfäden, aber so, dass dadurch Verbände zum Vorschein kommen, welche von echten Geweben nicht mehr zu unterscheiden sind. Man vergleiche ferner



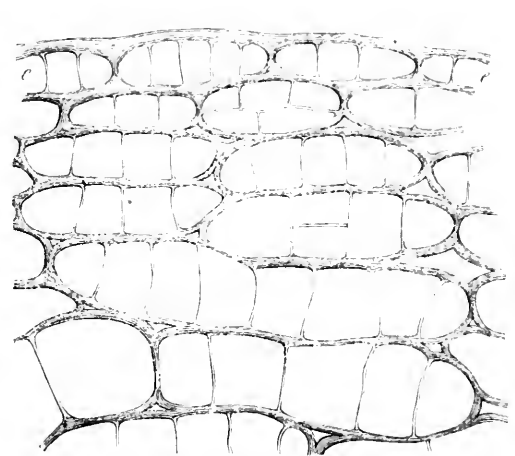




Fig. 56. Epidermis *c* und darunter liegendes Rindenparenchym des hypocotylen Gliedes von Helianthus annuus, welches sich nach vollendeter Keimung rasch verdickt; die dunkleren dickeren Zellwände sind die ursprünglichen, die dünneren radialen die neugebildeten. Von besonderem Interesse ist bei diesem Vorgang das starke tangentiale Wachsthum auch der Epidermiszellen sammt ihrer Cuticula.

Fig. 55. Theil eines Längsschnitts eines Gastromyceten (Crucibulum vulgare) den Verlauf der Hyphen zeigend: die Zwischenräume derselben sind mit einer wässrigen Gallerte erfüllt, die wahrscheinlich durch Verschleimung der äusseren Zellhautschichten der Fäden entstanden ist. Genaueres über die innere Organisation vergl. II. Buch: Pilze. Die Abbildung ist halb schematisch, insofern die Hyphen für die geringe Vergrösserung des Ganzen (etwa 25) zu dick und nicht so zahlreich sind, wie in der Natur.

Nägeli und Schwendener Das Mikroskop. II, 563 ff., über das Wachsthum von Acrochaetium pulvereum, Stypopodium atomarium, Delesseria Hypoglossum und der Moosblätter. (Ueber die Berindung der Ceramiaceen s. Nägeli: Die neueren Algensysteme (Neuenburg 1847), und Nägeli und Cramer: Pflanzenphysiol. Untersuchungen).

§ 13. **Ausbildung der gemeinsamen Wandung gewebeartig verbundener Zellen**[1]. Ist die Zellhaut zwischen zwei benachbarten Zellen dünn, so erscheint sie auch bei den stärksten Vergrösserungen als einfache Lamelle; zuweilen ist dies auch dann der Fall, wenn sie bereits eine namhaftere

1) H. v. Mohl: Vermischte Schriften botanischen Inhalts. Tübingen 1845, p. 311 ff. — H. v. Mohl: Die vegetabilische Zelle, p. 196. — Wigand: Intercellularsubstanz und Cuticula. Braunschweig 1850. — Schacht: Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse. 1856, I, p. 108. — Müller: Jahrb. f. wiss. Bot. 1867, V, p. 387. — Hofmeister: Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig 1867, § 31.

Dicke erreicht hat (bei saftigen Parenchymzellen). Gewöhnlich erst, wenn die Wandung eine grössere Dicke erreicht, wird es sichtbar, dass die eine Seite der Scheidewand der einen, die andere der anderen Nachbarzelle angehört. Tritt in einer hinreichend verdickten Wand zwischen zwei Gewebezellen Schichtung und schalenartige Differenzirung hervor, so wird jederzeit eine mittlere Lamelle (*m* in Fig. 57) kenntlich, an welcher rechts und links, meist symmetrisch vertheilt, die übrige Zellsubstanz in Form von Schichten und Schalen anliegt, so dass die der einen Seite der einen, die der anderen Seite der anderen Nachbarzelle ausschliesslich anzugehören scheinen (*i* in Fig. 57). Es kann so der Eindruck auf den Beobachter entstehen, als ob die um jeden Zellraum concentrisch gelagerten Schichten die ihm allein zukommende Wand darstellten, während die Mittellamelle einer gemeinsamen Grundsubstanz, in welcher die Zellen eingebettet sind, angehörte, oder als ob dieselbe von den benachbarten Zellen ausgeschieden worden wäre. Beide Ansichten haben wirklich längere Zeit bestanden; man bezeichnete damals die Mittellamelle als Intercellularsubstanz. Vergleicht man die in Fig. 57 dargestellten älteren Gewebestücke mit den Jugendzuständen derselben, so drängt sich anfangs der Gedanke auf, es könnten die Mittellamellen die ursprünglichen dünnen Wände sein, an welche sich innen durch Apposition die Verdickungsschichten beiderseits angelagert haben; auch diese Ansicht hat ihre Vertreter gefunden, von denen die Mittellamelle als primäre Zellhaut bezeichnet wurde. Dem entsprechend findet man die übrige Verdickungsmasse als secundäre, oder wenn sie in zwei Schalen differenzirt ist, als secundäre und tertiäre Haut der Zelle beschrieben.

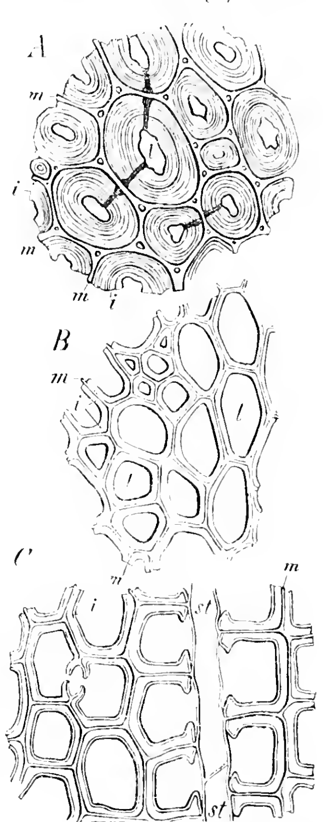



Fig. 57. Querschnitte durch verdickte Zellen mit deutlicher Bildung von Mittellamellen (*m*); *i* ist überall die gesammte, neben dieser liegende Hautsubstanz; *l* das Lumen der Zelle, aus welchem der Inhalt entfernt ist. — *A* aus dem Rindengewebe des Stammes von Lycopodium Chamaecyparissus; *B* Holzzellen aus dem innern Theil des Holzes eines jungen Fibrovasalstranges von Helianthus annuus; *C* Holz von Pinus silvestris, *st* ein Markstrahl (800).

Die Mittellamelle ist bei verholzten Geweben meist dünn, aber stark lichtbrechend und von dichter, nicht quellungsfähiger Substanz; durch Auflösung der übrigen Zellhautsubstanz in concentrirter Schwefelsäure bleibt sie (an feinen Querschnitten) als ein zartes Netzwerk zurück; werden dagegen die Zellen durch Kochen in Kali oder in Salpetersäure isolirt, so geschieht es durch Auflösung jener gegen Schwefelsäure resistenten Mittellamelle, während hier die übrige Zellhautmasse erhalten bleibt (so bei allen Holzzellen und sehr vielen Bastzellen). In anderen Fällen, wie schon in § 4 erwähnt wurde, sind die mittleren Schichten der Scheidewände benachbarter Zellen dagegen verschleimt; die jeden Zellraum unmittelbar umgebende Zellhautschicht ist dicht, sie erscheint als ganze Zellhaut, eingebettet in eine schleimige, quellende, schwach lichtbrechende Grund-

masse die sogen. Intercellularsubstanz; sehr reichlich ist diese bei vielen Fucaceen und im Endosperm der Ceratonia Siliqua (Fig. 39): auf einem feinen Querschnitt durch die cambialen Gewebe eines Zweiges von Pinus silvestris sieht man die beiden hier besprochenen Erscheinungen gleichzeitig: die Holzzellen zeigen die dünne dichte Mittellamelle, die jungen Bastzellen scheinen in einer weichen Schleimsubstanz eingelagert, die zumal zwischen den radialen Zellenreihen ziemlich dick und mit feinen, stärker lichtbrechenden Körnchen (Krystallen) durchstreut ist: beide Gewebeformen aber entstehen aus demselben jungen Gewebe (dem Cambium), dessen Wände einfach dünne Lamellen sind, zwischen denen die Zellräume selbst als ebenso viele Fächer erscheinen. Derartige Objecte sind vorzugsweise geeignet, die Anahme zu rechtfertigen, dass überhaupt die Bildung dichter oder weicher Mittellamellen nur auf einer Differenzirung der Substanz der Scheidewände während ihrer Verdickung beruht, eine Ansicht, welche alle hieher gehörige Erscheinungen ungemein einfach erklärt und mit dem Wachsthum durch Intussusception innig zusammenhängt.

Die dünne, ganz homogene Zellstofflamelle, welche die jungen Zellen begrenzt, lässt niemals eine Sonderung in zwei Lamellen erkennen, niemals ist die Grenze zweier Zellen durch eine die Scheidewand halbirende Spalte angedeutet: dennoch tritt eine solche Spaltung der noch sehr dünnen Lamelle oft stellenweise später bei rascherem Flächenwachsthum ein, so bei der Bildung der Intercellularräume des grosszelligen, saftigen Gewebes (Parenchyms) der Gefässpflanzen, der Entstehung der Spaltöffnungen u. s. w. Fig. 58 zeigt einige erwachsene Parenchymzellen aus dem Stamme von Zea Mais im Querschnitt: die Zellen waren anfangs von völlig ebenen Wänden begrenzt, die unter fast rechten Winkeln zusammenstiessen. Mit zunehmendem Wachsthum tritt ein Streben zur Abrundung der polyedrischen Formen ein, das ungleichförmige Wachsthum führt offenbar zu Spannungen, die dadurch ausgeglichen werden, dass an der Linie, wo eine Wand die andere schneidet, die Cohaesion im Innern der Hautsubstanz aufgehoben wird; es entsteht ein Riss, welcher den angedeuteten Verhältnissen entsprechend die Form eines dreiseitigen Prisma mit concaven Seiten annimmt (Fig. 58 *z*); er füllt sich mit Gas und stellt nun einen der so gewöhnlichen Intercellularräume dar, die im Parenchym ein continuirliches System von engen Canälen bilden. Nicht selten wachsen nun die den Intercellularraum umgrenzenden Wandstücke lebhaft fort; dadurch wird dieser erweitert, die Zellen nehmen unregelmässige Umrisse an oder erscheinen im Querschnitt sternförmig, nur mit kleinen Flächenstücken einander berührend (Parenchym auf der Unterseite vieler Laubblätter von Dicotylen, Stengel von Juncus effusus). Auch mitten in der Wandfläche, wo keine andere Wand sie schneidet, können Spaltungen der homogenen Lamelle

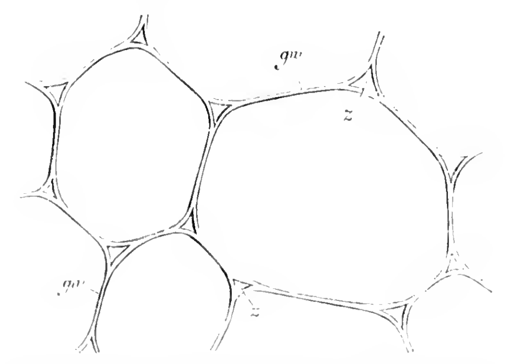


Fig. 58. Querschnitt durch das saftige Parenchym des Stammes von Zea Mais; *gw* gemeinsame Scheidewand je zweier Zellen; *z* durch Spaltung derselben entstandener Intercellularraum (550).

örtlich eintreten, zuweilen beschränken sich diese auf engumgrenzte Stellen, die dann als flache Höhlungen in der sonst homogenen Scheidewand zu erkennen sind. In anderen Fällen erfolgt die Spaltung der Scheidewand in zwei Lamellen so, dass nur einzelne rundliche Stellen ungespalten bleiben, die getrennten Stücke wachsen lebhaft durch intercalares Wachsthum fort, und es entstehen schlauchartige Ausstülpungen der benachbarten Zellen, die in der Mitte noch die ursprünglich ungespaltenen Hautstücke als Scheidewände erkennen lassen (Fig. 59). In noch anderen Fällen folgt auf die partielle Spaltung der Scheidewand ein örtliches Wachsthum der beiden Lamellen (oder nur einer) so, dass eine in den Zellraum hineinwachsende Einfaltung entsteht, wie Fig. 60 *f* zeigt. Bei manchen

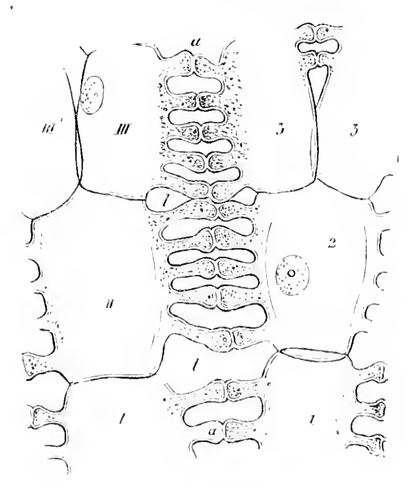



Fig. 59. Zwei radial verlaufende Zellreihen (*I*, *II*, *III* und 1, 2, 3) des Rindenparenchyms der Wurzel von Sagittaria sagittifolia im Querschnitt; *a* die Ausstülpungen, *l* die Hohlräume zwischen diesen (etwa 350).

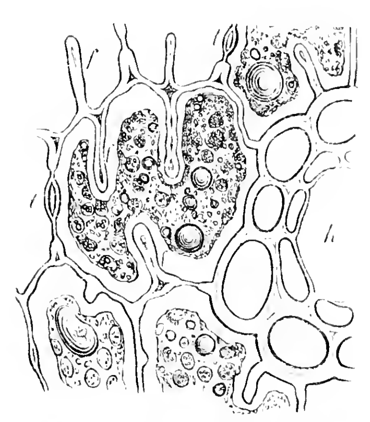



Fig. 60. Aus einem Querschnitt des Blattes von Pinus pinaster; *h* Hälfte eines Harzauges, links daneben Chlorophyll führende Parenchymzellen mit Einfaltungen *f* der Haut; *t* tüpfelähnliche Bildungen (der Inhalt der Zellen durch Glycerin contrahirt, er enthält Oeltropfen) (800).

Arten der Gattung Spirogyra endlich spaltet sich die Querwand zwischen je zwei Zellen in zwei Lamellen, deren jede nun in eigenthümlicher Weise wächst, es wird eine Einstülpung nach dem Innern der Zelle hin gebildet, die dann, wenn die Nachbarzellen sich trennen, etwa wie ein vorher eingestülpter Handschuhfinger herausgestülpt wird. — Wenn bei allseitig verbundenen Gewebezellen die einfachen Wände sich überall (wohl immer von den anfänglichen Intercellularräumen ausgehend) in zwei Lamellen spalten und sich abrunden, so tritt auf diese Weise eine völlige Auflösung des Gewebes in isolirte Zellen ein, das Gewebe wird zu einem blossen Zellhaufen; so geschieht es im Fleische mancher saftigen Früchte (z. B. bei den Schneebeeren im Winter); künstlich kann diese Trennung zuweilen durch anhaltendes Kochen im Wasser herbeigeführt werden (Kartoffelknollen).

Die Entstehung der Scheidewände in Gewebezellen, die durch Zweitheilung sich vermehren, fordert keineswegs die Annahme, dass sie aus zwei Lamellen ursprünglich zusammengesetzt seien; in diesem Falle würde man bei sorgfältiger Erwägung der Verhältnisse solcher Gewebe, wo zahlreiche Theilungen einander folgen und später Intercellularräume auftreten, zu ungemein complicirten Annahmen (die noch dazu dem Wachsthum durch Intussusception widersprächen) hingeführt werden. Selbst in solchen Fällen, wo der Gewebeverband der Zellen

durch Verwachsung ursprünglich getrennter Zellen (die nicht Schwestern sind) zu Stande kommt, ist die Vereinigung der Häute so innig, dass keine Grenzlinie mehr wahrzunehmen ist und die Bildung einer Mittellamelle auch in solchen Fällen [1]) beweist, wie die Bildung der Mittellamelle überhaupt, dass die hypothetische Grenzfläche nicht besteht, dass die Spaltung der homogenen Lamelle eine Folge verschiedenen Wachsthums auf ihren beiden Seiten ist. Sowohl die Art und Weise, wie die Spaltungen der homogenen dünnen Scheidewände auftreten, als auch die Bildung der Mittellamelle dicker Wände sprechen gegen die Annahme einer ursprünglich doppelten Scheidewand bei den Gewebezellen [2].

Die Spaltung der Scheidewände und das Wachsthum der nun getrennten Lamellen derselben führt zu mannigfaltigen Configurationen im Inneren der Gewebe, die man sämmtlich unter den Begriff der Intercellularräume subsumiren kann. Dahin gehören vor Allem die grossen luftführenden Lücken im Gewebe vieler Wasser- und Sumpfpflanzen (Nymphaeaceen, Irideen, Marsiliaceen u. v. a.), die Bildung des Hohlraums zwischen Kapselwand und Sporensack in der Frucht der Laubmoose [3]). — Nicht selten knüpfen sich an die Entstehung von Intercellularräumen eigenthümliche Wachsthumsvorgänge der sie begrenzenden Zellen; ich will hier nur drei sehr verschiedene Beispiele dafür anführen; die Bildung der Spaltöffnungen, die Athemhöhlen der Marchantien, die Harz- und Gummigänge (s. unten).

Aber noch auf ganz andere Weise trägt das Verhalten der Scheidewand zweier Zellen zur Herstellung luft- oder saftführender Canäle bei, welche, ähnlich den luft- oder saftführenden Intercellularräumen, continuirliche Systeme in der Gesammtmasse eines Pflanzenkörpers bilden können: es geschieht dadurch, dass die Scheidewände benachbarter Zellen theilweise oder ganz aufgelöst werden: dadurch werden die Höhlungen langer Zellenzüge eines Gewebes in offene Verbindung gesetzt, die einzelnen Zellen selbst werden zu den Gliedern schlauchartiger oder röhrenförmiger Gebilde; Unger hat dieselben treffend als Zellfusionen bezeichnet. Im Holz der Fibrovasalstränge werden solcherart die Gefässe (Tracheiden Sanio's) gebildet, deren Protoplasma und Zellsaft verschwindet; sie führen Luft; bei den Siebröhren im Bastkörper der Fibrovasalstränge dagegen wird der wässrig schleimige Inhalt der Zellen nicht durch Luft ersetzt; die zwischen den Zellen einer Reihe hergestellte Communication dient vielmehr einer rascheren Bewegung des saftigen Inhalts auf weitere Strecken hin. Auch die Milchsaftgefässe sind als Zellfusionen zu bezeichnen; sie entstehen durch sehr frühzeitige und vollständige Auflösung der Scheidewände benachbarter Zellen geradliniger oder vielfach verzweigter Zellenzüge im Innern verschiedener Gewebesysteme.

Hier sollten indessen die Zellfusionen nur des Contrastes wegen den Intercellularräumen entgegengestellt werden, eine genauere Betrachtung derselben wird sich besser der Darstellung der Gewebeformen anschliessen.

1) Beispiele s. bei Hofmeister: Handbuch I. p. 262—263.

2) Eine weitere Ausführung dieses Satzes ist hier nicht möglich. Ich erinnere hier nur an die Spaltbarkeit der Krystalle, als an einen analogen Fall; die Spaltungsflächen sind durch die Molecularstructur vorgezeichnet, aber zwischen ihnen und wirklichen, noch so feinen Spalten ist ein grosser Unterschied.

3) Die weiten Luftcanäle im Stamm der Equiseten, Gräser, Alliumarten, Umbelliferen, Compositen entstehen dagegen durch Aufhören des Wachsthums innerer Gewebemassen, Vertrocknen und Zerreissen derselben, während die umliegenden Gewebe fortwachsen.

a) »Intercellularsubstanz und primäre Zellhaut«. Diese oben berührten Fragepuncte konnten nur so lange zu verschiedenen Ansichten führen, als man noch annahm, die ursprüngliche, dünne Lamelle zwischen zwei benachbarten Gewebezellen sei doppelt, und so lange man glaubte, die Schichtung der Haut werde durch Apposition neuer Schichten herbeigeführt. — Der Ausspruch, die ursprüngliche dünne Scheidewand zwischen zwei Gewebezellen sei eine Doppellamelle, kann doch nur zweierlei Sinn haben; entweder man meint, die Lamelle bestehe aus Molecularschichten, und zwei derselben enthielten zwischen sich die ideale Grenzfläche beider den Nachbarzellen zukommenden Lamellen; oder aber man meint, es bestehe daselbst wirklich eine Unterbrechung des molecularen Zusammenhangs, es sei von Anfang an eine wirkliche Spalte da. Die letzte Annahme ist ungerechtfertigt, da sie auf keiner Beobachtung beruht, ihr widerspricht zudem die Wahrnehmung schwacher Grenzlinien zwischen Schichten, die dennoch molecular vereinigt sind und keine Spalten zwischen sich haben, so die Schichten dicker Zellhäute und der Stärkekörner, hier sind keine Spalten und dennoch sieht man die Schichtgrenzen; warum sollte man die supponirte wirkliche Spalte in der ursprünglichen Scheidewand nicht sehen? — Nimmt man nun die erste Alternative als richtig an, betrachtet man die Zusammenstellung aus zwei Lamellen als eine blos ideale, so handelt es sich fortan um einen blossen Wortstreit bezüglich der Intercellularsubstanz; denn ist die ursprüngliche homogene Scheidewand, wenn auch aus Molecularschichten bestehend, doch überall durch Molecularkräfte zusammengehalten, die supponirte Grenzfläche keine Unterbrechung der Molecularstructur, so erscheint die Einlagerung einer differenten Substanz (Intercellularsubstanz) daselbst als ein Vorgang des gewöhnlichen Wachsthums durch Intussusception. — Dass auch bei nachträglicher Zusammenlagerung vorher getrennter Zellen die Grenzlinie verschwindet, beweist, dass die äusseren Molecularschichten bereits vorhandener Zellhäute noch in moleculare Verbindung treten können. Wird nun in solchen Fällen später eine differente Mittellamelle gebildet, so ist das der schlagendste Beweis gegen die Deutung derselben als primäre Zellhaut. Man versuche es ferner, die Theorie der primären Zellhaut festhaltend, auf dem Papier die Verhältnisse eines sich entwickelnden Holzgewebes z. B. Schritt für Schritt zu construiren, so wird man sofort auf Schwierigkeiten stossen, welche bei der Annahme, dass die Mittellamelle einfach das Resultat nachträglicher Differenzirung der Zellhaut ist, nicht auftreten.

b) Nachtrag zu den Intercellularräumen. Mit der Entstehung derselben hängt, wie erwähnt, sehr oft eine eigenthümliche, von dem übrigen Gewebe ganz verschiedene Ausbildung der aus einander weichenden Zellen zusammen, so dass der Intercellularraum sammt seiner Umgebung gewissermaassen eine besondere Gewebeform oder ein Organ zu bestimmtem Zweck darstellt. Die Betrachtung einiger derartiger Fälle wird besonders geeignet sein, dem Anfänger zu zeigen, wie auch auf dem Gebiete der Gewebebildung morphologisch ähnliche oder gleichwerthige Vorgänge zu physiologisch ganz verschiedenen Resultaten führen; ein Satz, den wir im 3. Kapitel und im III. Buch ausführlicher und allgemeiner behandeln werden.

1) Unter den Begriff der Intercellularräume fällt auch die Spalte der Spaltöffnungen der Epidermis, und ihre Entstehung ist besonders geeignet, einen Einblick in die Bildung eines Intercellularraums zu gewähren. Ich wähle die Spaltöffnungen auf den Blättern von Hyacinthus orientalis als Beispiel. Fig. 61—64 sind Querdurchschnitte, senkrecht auf die Oberfläche des Blattes; *ee* überall die Epidermiszellen, *p p* das Blattparenchym. Die Spaltöffnung (*S*) bildet sich aus einer kleineren Epidermiszelle, welche sich durch eine senkrecht auf der Blattfläche stehende Wand in zwei gleiche Schwesterzellen theilt; in Fig. 61 *S* hat dies so eben stattgefunden; die Scheidewand ist gebildet[1]), sie erscheint als sehr dünne einfache Lamelle; diese gewinnt bald grössere Dicke und besonders da, wo sie aussen und innen die Wand der Mutterzelle rechtwinklig trifft, verdickt sie sich stärker (Fig. 62 *A*); anfangs erscheint die Verdickungsmasse völlig homogen; später erkennt man die Andeutung von Schichtung und die erste Spur einer Trennung der noch einfachen Lamelle in zwei Lamellen

1) Zellkerne konnte ich unmittelbar vor und längere Zeit nach der Theilung nicht bemerken.

Fig. 62 *B*); in Fig. 63 (*t*) ist die Spaltung bereits vollendet, die getrennten Lamellen wachsen nun in eigenthümlicher Weise fort, so dass eine in der Mitte enge, aussen und innen erweiterte Spalte zu Stande kommt, welche den Intercellularraum *i* (die Athemhöhle) mit

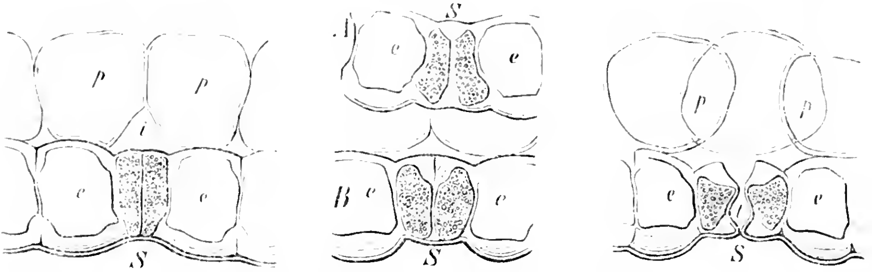



Fig. 61—64. Entwickelung der Spaltöffnungen des Blattes von Hyacinthus orientalis, im Querschnitt gesehen (800).

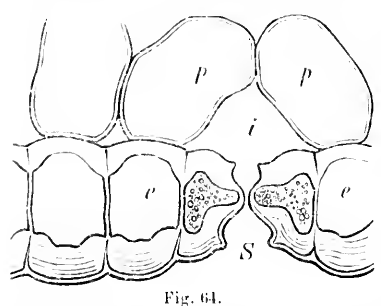



Fig. 64.

der äusseren Luft verbindet (Fig. 64). Es ist der Erwähnung werth, dass vor der Theilung der Mutterzelle bereits eine deutliche, nicht allzudünne Cuticula diese gleich den Nachbarzellen der Epidermis überzieht. Sie ist zumal auch in dem Zustand *B* Fig. 62 noch in ihrer Continuität kenntlich, bei der Spaltung der Scheidewand in zwei Lamellen reisst sie zuletzt durch (Fig. 63), und durch Cuticularisirung der äussersten Schicht der nun getrennten Lamellen setzt sich die Cuticula später auf die Spaltflächen fort (Fig. 64). Die Verfolgung der Entstehung der Spaltöffnung auf Flächenansichten zeigt, dass die Spaltung der Scheidewand nicht durch ihre ganze Fläche sich erstreckt, dass vielmehr oben und unten (das Blatt senkrecht gedacht) ein Theil derselben als einfache Lamelle erhalten bleibt. Die beiden den Spalt umschliessenden Zellen (die Schliesszellen) unterscheiden sich nicht nur durch diese eigenthümliche Art der Theilung und des Wachsthums von den übrigen Epidermiszellen, sie sind auch durch ihren Chlorophyll- und Stärkegehalt von ihnen unterschieden.

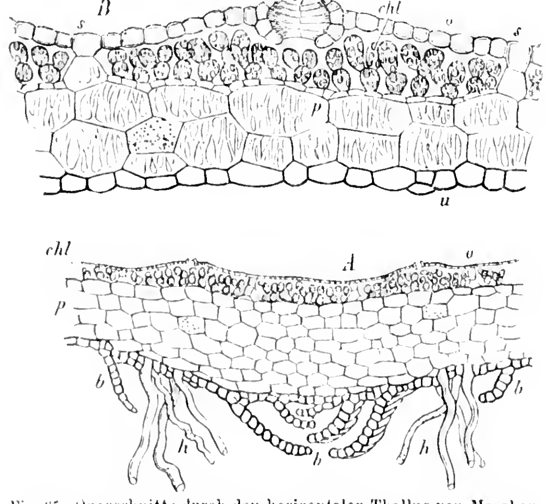



Fig. 65. Querschnitte durch den horizontalen Thallus von Marchantia polymorpha: *A* mittlere Partie, auf der Unterseite mit den blattartigen Anhängseln *b* und Wurzelhaaren *h* (30); *B* Randpartie des Thallus stärker vergrössert. — *p* farbloses, netzartig verdicktes Parenchym; *o* Epidermis der Oberseite; *chl* die chlorophyllhaltigen Zellen; *sp* Spaltöffnungen; *s* Scheidewände zwischen den breiten Intercellularraumen; *u* untere Epidermis mit dunkel gefärbten Zellwänden.

2) Bei der zu den Lebermoosen gehörigen Familie der Marchantien ist die Entstehung und Structur der Spaltoffnungen *sp* (Fig. 65 *B*) viel complicirter, davon indessen später; hier sei nur hervorgehoben, dass schon vor der Anlegung derselben die Epidermiszellen sich von den darunter liegenden ablösen, und zwar so, dass die Trennungsflächen (von oben gesehen) rhomboidische Felder unter der Epidermis darstellen, welche durch Wände ungetrennter Zellen (*ss* Fig. 65 *B*) von einander abgegrenzt

sind. Diese ganze Zellenschichten trennenden Intercellularräume, deren jeder in seiner Mitte durch eine Spaltöffnung nach aussen mündet, sind nun dazu bestimmt, das chlorophyllhaltige Gewebe dieser Pflanzen in sich aufzunehmen. Die den Boden des flächenartig ausgebreiteten Intercellularraums darstellende Zellschicht nämlich treibt (nach wiederholten Theilungen senkrecht zur Fläche) Ausstülpungen aufwärts in den Hohlraum; diese wachsen, ähnlich manchen Fadenalgen, fort, theilen und verzweigen sich und bilden Chlorophyllkörner, während alles übrige Gewebe dieser Pflanzen kein Chlorophyll erzeugt.

3) Die Entstehung der Harz-, Gummi- und Milchsaftgänge beruht ebenfalls auf der Bildung von Intercellulargängen mit besonderer Ausbildung der sie umgrenzenden Zellen. Da ich auf ihr sonstiges Verhalten noch zurückkomme, so genügt es, das zu unseren gegenwärtigen Betrachtungen Passende an einem Beispiel hervorzuheben. Fig. 66. zeigt derartige Gänge im Querschnitt junger Stengeltheile von Hedera Helix. Zustände wie in *B*, *C* zeigen deutlich, dass der Intercellularraum durch Auseinanderweichen von 4—5 Zellen entsteht,

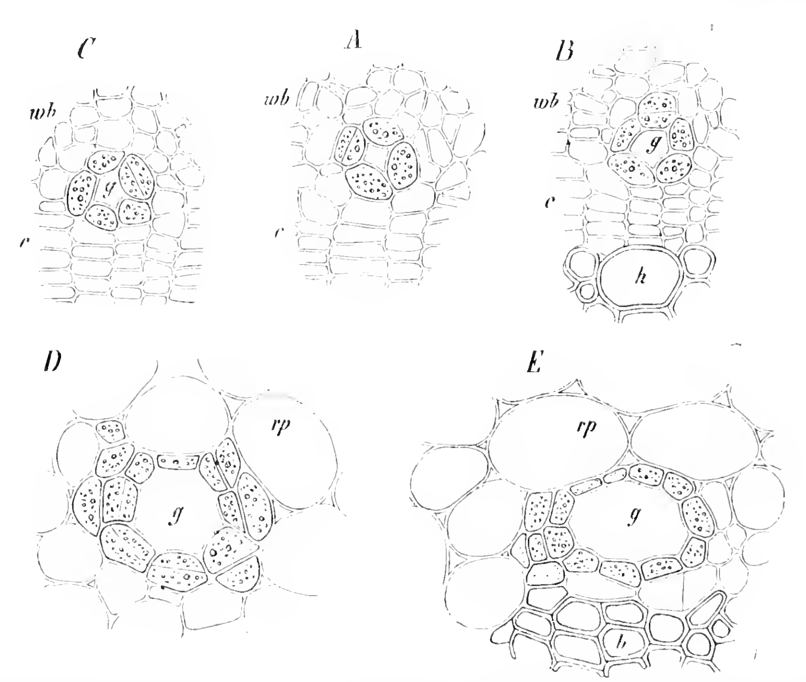



Fig. 66. Saftführende Intercellularvorgänge im jungen Stamme von Hedera Helix (Querschnitt 800). *A*, *B*, *C* zeigen junge Gänge, (*g*) an der Grenze von Cambium *c* und Weichbast *wb* gelegen; *h* Holz. — *D* und *E* grössere und ältere Gänge (*g*) an der Grenze von Bast (*b*) und Rindenparenchym (*rp*) liegend.

und dass diese letzteren, durch ihren trüben, körnigen Inhalt ausgezeichnet, sich durch Theilungen vermehren; auf eine derartige nachträgliche Vermehrung und entsprechendes Wachsthum der den Gang umgrenzenden Zellen ist auch die Bildung der viel weiteren Gänge (*D* und *E*) zurückzuführen. Durch das Wachsthum der den Intercellulargang umgrenzenden Zellen sowie durch die Art ihrer Theilungen, ihres Inhalts und durch den Umstand, dass sie einen eigenthümlichen Saft in den Gang hinein ausscheiden, erscheint ein derartiges Gebilde als eine individualisirte Partie des Gewebes, die sich von ihrer Umgebung scharf abzeichnet und ihre eigene physiologische Bedeutung hat.

**§ 14. Gewebeformen und Gewebesysteme.** Die ganze Masse des Zellgewebes, welches den Körper einer Pflanze darstellt, kann gleichartig oder ungleichartig sein; im ersten Fall sind sämmtliche Zellen einander ähnlich, ihre

Verbindungsweise überall gleichartig. Dieser Fall ist im Pflanzenreich selten, und nur die einfachsten Gewächse sind so gebaut. Da in einem homogenen, nicht differenzirten Gewebe alle Zellen unter einander gleich sind, so ist ihre Vereinigung zu einem Ganzen physiologisch und morphologisch von sehr untergeordneter Wichtigkeit, weil jede Zelle den Charakter des ganzen Gewebes repräsentirt; daher geschieht es in diesen Fällen nicht selten, dass die Zellen sich wirklich isoliren, vereinzelt fortleben; man spricht dann von einzelligen Pflanzen; nur wenig höher stehen diejenigen, welche aus einer unverzweigten Reihe ganz gleichartiger Zellen, oder aus einer flächenförmigen oder körperlichen Anordnung von solchen bestehen. — Wo zahlreiche und dichtgedrängte Zellen eine Gewebemasse bilden, da ist es der gewöhnliche Fall, dass verschiedene Gewebeschichten sich verschieden ausbilden: der Pflanzenkörper besteht dann aus einem differenzirten Gewebe, aus verschiedenen Gewebeformen. Im Allgemeinen ist die Anordnung derselben dadurch bestimmt, dass einerseits die ganze Gewebemasse sich nach aussen hin abzuschliessen sucht, es tritt ein Unterschied äusserer Gewebeschichten gegenüber der inneren Grundmasse des Gewebes hervor; im Inneren des von den Hautgeweben umschlossenen Körpers aber treten bei höheren Pflanzen abermals Differenzirungen ein, es bilden sich strangförmige Anordnungen von Zellen, umgeben von einem zwischen ihnen und der Haut liegenden Grundgewebe; jene Gewebestränge (Gefässbündel, Bündel, Faserstränge, Fibrovasalstränge) folgen in ihrem Längsverlauf im Allgemeinen der Richtung des stärksten Wachsthums, welches ihrer Differenzirung unmittelbar vorausgeht. Sowohl die Hautschicht als die Stränge und die dazwischen liegende Grundmasse des Gewebes sind aber gewöhnlich in sich nicht gleichartig; das Hautgewebe selbst differenzirt sich oft in Gewebeschichten von verschiedener Natur, jeder Strang thut dasselbe in verschiedener Weise und meist in noch höherem Grade. Auf diese Art treten bei höheren Pflanzen an die Stelle verschiedener Gewebeschichten Systeme von Gewebeformen, die wir einfach als G e w e b e s y s t e m e bezeichnen können; wir finden also für gewöhnlich ein Hautsystem, ein Strangsystem und das System des Grundgewebes zwischen ihnen (Fig. 67). Aber überall, wo in einem Pflanzenkörper eine derartige Differenzirung der Gewebe hervortritt, da findet diese erst nachträglich statt;

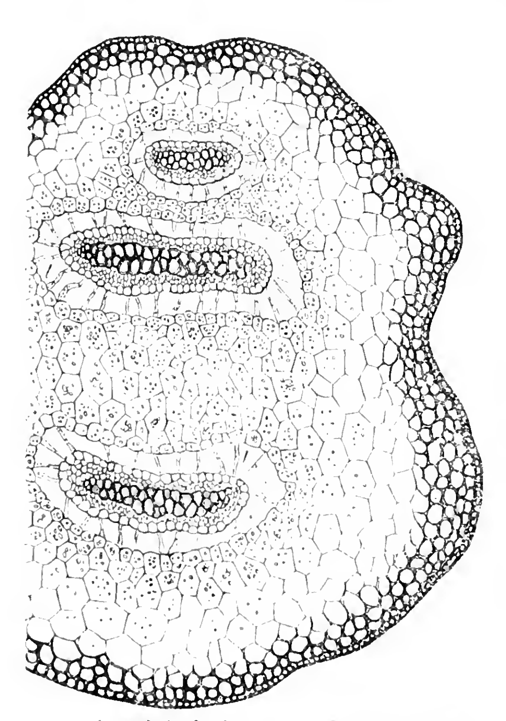


Fig. 67. Querschnitt des Stammes von Selaginella inaequalifolia: Das aus mehreren Zellschichten bestehende Hautgewebe hat dunkelgefärbte dicke Zellwände; das dünnerwandige Grundgewebe umhüllt drei Fibrovasalstränge, die durch grosse Intercellularräume (*l*) von ihm getrennt sind (800).

ursprünglich besteht die ganze Masse eines wachsenden Pflanzentheils (Stamm, Blatt, Wurzel) immer aus einem gleichartigen Gewebe, aus welchem durch verschiedene Ausbildung seiner Schichten jene Gewebesysteme hervorgehen; man kann diese noch nicht differenzirten Gewebe der jüngsten Pflanzentheile als Urgewebe oder, da seine Zellen immer theilungsfähig sind, als Urmeristem jenen andern gegenüberstellen [1]).

Zum Verständniss der folgenden Paragraphen, deren je einer der Betrachtung je eines Gewebesystems gewidmet ist, wollen wir uns hier zunächst mit den verschiedenen Gewebe- und Zellenformen bekannt machen, welche als Bestandtheile aller Systeme, immer oder gelegentlich, auftreten. Dagegen mögen diejenigen Gewebeformen, welche einem oder dem anderen System ausschliesslich eigen sind, später am geeigneten Ort genannt werden.

a) Bezüglich der äusseren Form sind folgende Arten von Zellencomplexen zu unterscheiden:

1) Als Gewebemassen können wir solche Anhäufungen gleichartiger Zellen bezeichnen, die ohne eine äussere bestimmte Form nach allen Richtungen hin auf Quer- und Längsschnitten aus zahlreichen Zellen bestehen. Aus solchen Gewebemassen sind z. B. die meisten grossen Pilzkörper gebildet; das Grundgewebe dicker Farn- und Monocotylenstämme ist ein parenchymatisches Massengewebe, in welchem andere Gewebe in Form von Strängen verlaufen. Bei den Dicotylen ist zumal das Mark ein Massengewebe; in reinster Form tritt es aber in den saftigen Früchten als sogen. Fruchtfleisch (Pulpa) auf; bei den Steinfrüchten besteht auch der Stein (z. B. der Pfirsichen und Pflaumen, der Cocosnuss u. s. w.) aus einer (selerenchymatischen) Gewebemasse. — Auch morphologisch verschiedene Gewebeformen können zu einer physiologisch ähnlichen Gewebemasse zusammengehäuft sein, wie das secundäre Holz der Bäume und das saftige Xylem der Knollen (Kartoffeln, Dahlia u. a.).

2) Eine Zellenreihe (Zellenfaden) wird von einzeln über- oder nebeneinander liegenden gleichartigen Zellen gebildet, die auch gewöhnlich genetisch zusammengehören. Für sich isolirt existiren solche Zellreihen unter dem Namen der Pilzhyphen und der Conferven, wo sie durch Quertheilungen einer fortwachsenden Scheitelzelle oder durch intercalare Quertheilungen entstehen; bei den höheren Pflanzen kommen sie häufig als Haare auf der Epidermis, oder im Inneren der Massengewebe als Gefässe, Milchgefässe, Siebröhren, als Gerbstoffbehälter (im Phloëm von Phaseolus) und sonst vor.

3) Eine einfache Zellenschicht kommt zu Stande, wenn gleichartige Zellen so nach allen Richtungen einer Fläche verbunden sind, dass die Dicke der ganzen Schicht überall nur von einer Zelle gebildet wird. Im Bereich der Kryptogamen bestehen ganze Pflanzen nicht selten aus einer einfachen Zellenschicht, wie unter den Algen die Ulven, Rhytiphlaea, oder ganze Organe, wie die Blätter der Jungermannien; bei höheren Pflanzen bildet die Epidermis gewöhnlich eine (die oberflächliche) Gewebeschicht; im Inneren des Massengewebes tritt die Gefässbündelscheide nicht selten (immer bei jungen Wurzeln) als einfache Schicht auf; bei Wasser- und Sumpfpflanzen löst sich oft das anfangs massive Grundgewebe in longitudinale und transversale einfache Schichten auf, welche grosse Intercellularräume umschliessen (z. B. Nuphar Fig. 68, Salvinia, Musa). — Nicht selten sind massive Gewebe aus einfachen Zellenschichten zusammengesetzt, wie häufig das secundäre Holz der

1) Es dürfte nicht überflüssig sein, hier einstweilen zu bemerken, dass Mark und Rinde weder Gewebeformen noch Gewebesysteme, sondern ganz unbestimmte, undefinirbare Begriffe sind; man spricht z. B. von Rinde bei Thallophyten in einem ganz anderen Sinne als bei Gefässpflanzen, die Rinde der Monocotylen ist etwas anderes als die der Coniferen und Dicotylen; bei letzteren hat das Wort einen ganz anderen Sinn für junge und für ältere Stammtheile. Aehnlich ist es mit dem Mark.

Bäume, die primäre Rinde der Zweige und Wurzeln; oder mehrere gleichartige einfache Schichten setzen eine dickere Gewebeplatte zusammen, wie bei der mehrschichtigen Epidermis der Blätter der Begonien, von Ficus elastica.

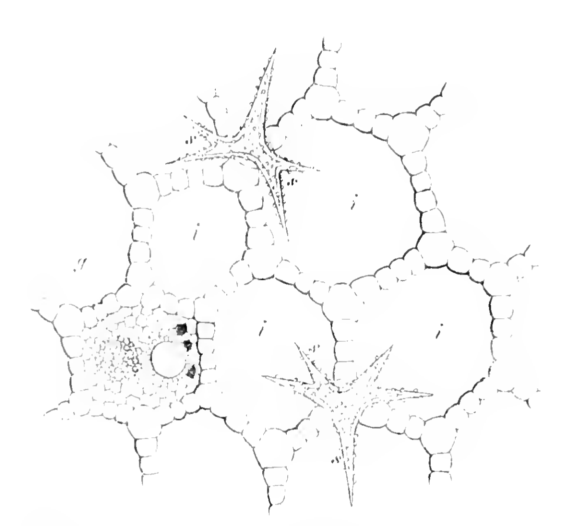


Fig. 68. Aus einem Querschnitt des Blattstiels von Nuphar advena *i* grosse Intercellularräume, durch einfache Gewebeschichten begrenzt; *s s* sternförmige Idioblasten, *g* ein Fibrovasalstrang.

4) Ein Zellenstrang (Bündel) besteht aus einer langgestreckten, faden- oder bandförmigen Gewebemasse, die sich von einer Zellenreihe dadurch unterscheidet, dass sie auf dem Querschnitt zahlreiche Zellen erkennen lässt; manche niedere Pflanzen bestehen ganz aus solchen Zellensträngen (Rhizomorphen, manche Florideen). Im massiven Grundgewebe höherer Pflanzen verlaufen zuweilen Stränge eigenartiger Zellen, wie die braunen Sclerenchymstränge im Stamm von Pteris aquilina und der Baumfarne. Sehr häufig bildet der echte Bast der Dicotylen Stränge im weichen Phloem. Bei allen Gefässpflanzen sind die bastartigen und holzbildenden Elemente zu Strängen, Fibrovasalsträngen, vereinigt, die echte Gewebesysteme darstellen und im Grundgewebe verlaufen.

5) Zellengruppen oder Nester sind rundliche oder längliche Anhäufungen unter sich gleichartiger Zellen: bei den niederen Algen (z. B. den Chroococcoceen) entstehen solche Gruppen aus je einer Mutterzelle und leben für sich frei als Zellfamilien. Im massiven Grundgewebe der höheren Pflanzen bilden sich oft Nester eigenthümlicher, von der Umgebung auffallend unterschiedener Zellen, wie z. B. die Milchzellennester in Fig. 69, die Steinzellgruppen im weichen Fleisch der Birne; die echten (zusammengesetzten) Drüsen entstehen durch Auflösung solcher Zellennester (s. unten).

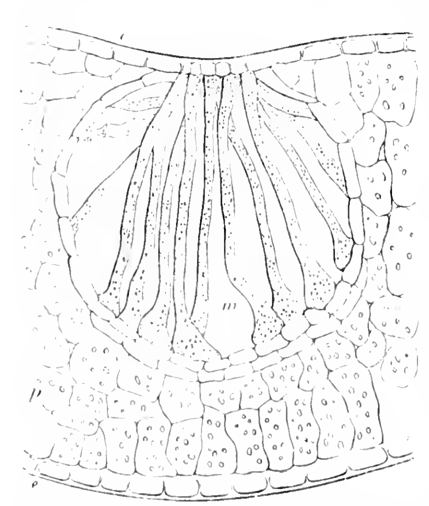


Fig. 69. Querschnitt des Blattes von Psoralea hirta. *m* eine Gruppe oder ein Nest von Milchzellen im chlorophyllhaltigen Grundgewebe *p*. — *e e* die obere und untere Epidermis.

6) In den eben genannten Fällen sind immer viele, unter sich gleichartige Zellen zu einem Ganzen vereinigt; häufig kommt es aber auch vor, dass eine einzelne Zelle für sich eine andere Beschaffenheit annimmt als die sie umgebenden, von denen sie durch Form oder Inhalt abweicht, wie z. B. die sog. inneren Sternhaare in Fig. 68, die oben beschriebenen Lithocysten, in denen die Cystolithen entstehen u. s. a. Solche durch eine ganz besonders auffallende Eigenthümlichkeit ausgezeichnete Zellen nenne ich Idioblasten, deren verschiedene Formen wir unten betrachten wollen. — Als Eremoblasten könnten wir dagegen alle diejenigen Zellenformen bezeichnen, die sich aus dem Verband ihrer Schwesterzellen ganz loslösen

und für sich allein weiter leben, wie die Sporen der Kryptogamen, die Spermatozoiden, die Pollenkörner, manche Brutkörner von Lebermoosen u. dgl. Zuweilen besteht der ganze Vegetationskörper niederer Pflanzen aus Eremoblasten, wie bei den meisten Desmidieen, den Bacillariaceen und den Siphoneen. Gemeinsam ist den Idioblasten und Eremoblasten, dass in ihnen gewohnlich die einzelne Zelle eine besonders hoch ausgebildete Form erlangt, doch mit dem Unterschied, dass bei den ersteren die Entwickelung meist eine sehr einseitige ist, während in den Eremoblasten die einzelne Zelle die vielseitigste Differenzirung erfahren kann, da sie für sich allein einen selbständig lebenden Pflanzenkorper darstellt.

b) Nach ihrer entwickelungsgeschichtlichen Bedeutung kann man (mit Nägeli) alle Gewebeformen in zwei Hauptgruppen eintheilen; in Theilungsgewebe nämlich und in Dauergewebe, welche Eintheilung nicht etwa gleichbedeutend ist mit der in junge und alte Zellen, die an sich unzulässig wäre; denn wenn auch das Theilungsgewebe aus jungen, das Dauergewebe aus älteren Zellen besteht, so sind doch noch andere und wichtigere Unterschiede vorhanden.

I. Theilungsgewebe (Meristem); es besteht aus Zellen, die bei langsamer Volumenzunahme sich wiederholt theilen, derart, dass von den durch Theilung entstehenden Zellen die einen fortfahren sich zu theilen, während andere in Dauergewebe übergehen; die theilungsfähigen Zellen sind meist viel kleiner als die aus ihnen hervorgehenden Dauerzellen, sie sind unter sich mehr oder minder gleichartig, durch dünne, glatte Wände, reichlichen Gehalt an Protoplasma und Mangel an grobkörnigen Einlagerungen leicht kenntlich. — Wir können die Meristeme wieder eintheilen in Urmeristem und Folgemeristem.

1) Urmeristem (Urgewebe) ist das gesammte Zellgewebe sehr junger Organe oder Organtheile, der Wurzelspitzen, Stammspitzen und jüngsten Blätter, der Embryonen; aus ihm bilden sich spater die verschiedenen Gewebesysteme. Weiter unten werden wir in einem besonderen Paragraphen das Urmeristem ausführlicher behandeln.

2) Folgemeristem findet sich in solchen Organen und solchen Theilen von Organen, welche bereits aus dem Zustand des Urmeristems herausgetreten sind und also differenzirte Formen von Dauergewebe enthalten, zwischen denen das Folgemeristem gewöhnlich in Form dünner Schichten auftritt, um durch seine zellenbildende Thätigkeit das Material zur Erzeugung neuen Dauergewebes neben dem schon vorhandenen zu schaffen. Wir werden in den folgenden Paragraphen verschiedene Formen des Folgemeristems unter den Namen α) Cambium, β) Verdickungsring, γ) Phellogen oder Korkcambium näher kennen lernen.

Nicht selten kommt es vor, dass die grossen Zellen eines Dauergewebes, die bereits eine hohe Entwickelungsstufe erreicht haben, ziemlich dicke Wände, viel Zellsaft neben relativ wenig Protoplasma besitzen und Chlorophyllkörner oder andere grobkörnige Einlagerungen enthalten, von Neuem zu wachsen und sich zu theilen beginnen, so z. B. in der primären Rinde einjähriger Sprosse und Stämme, wenn diese rasch in die Dicke wachsen; die Rindezellen werden durch die Umfangszunahme des Holzkörpers veranlasst, in tangentialer Richtung sich auszudehnen, durch wiederholte Theilungen in radialer Richtung wird dabei jede in eine Anzahl von Fächern zerlegt (wie in Fig. 56), die sich sofort nach ihrer Entstehung wieder wie ausgebildete Dauerzellen verhalten. Unter den sehr einfachen Pflanzen kommen derartige Vorgänge z. B. bei den Conjugaten, zumal den Spirogyren vor (Fig. 43). Man hat Gewebe in dem beschriebenen Zustand als Altmeristem bezeichnet und dem gegenüber die anderen Theilungsgewebe Jungmeristeme genannt, da bei diesen alle in Theilung begriffenen Zellen ein sehr primitives, jugendliches Aussehen darbieten.

II. Die Dauergewebe entstehen durch weitere Ausbildung derjenigen Zellen des Urmeristems und der verschiedenen Folgemeristeme, welche aufhören sich zu theilen, dafür aber lebhaft wachsen und endlich einen Zustand definitiver Ausbildung erreichen, in welchem sie durch die Festigkeit oder sonstige Eigenschaften der Wand, oder durch die chemische Thätigkeit ihres Inhalts dem Leben der Pflanze dienen. Die verschiedensten Formen des Dauergewebes entstehen aus den unter sich gleichartigen Zellen desselben Urmeristems oder eines Folgemeristems.

Manche Formen des Dauergewebes verlieren mit Erreichung ihres definitiven, dauernden Zustandes ihren gesammten lebensfähigen Inhalt, zumal das Protoplasma, von welchem zuweilen grumose körnige, trockene Ueberreste erhalten bleiben. Solche Gewebeformen können wir als Leerzellengewebe bezeichnen; dahin gehören z. B. das Korkgewebe, die trachealen Elemente des Holzkörpers (die Gefässe und gefässähnlichen Holzzellen). — Den Gegensatz dazu bilden die saftigen Gewebe, deren Zellen, solange das betreffende Organ lebt, mit chemischen Producten des Pflanzenlebens, nicht mit Luft oder blossem Wasser erfüllt bleiben. Diese saftigen Gewebe zerfallen nun wieder in zwei grössere Gruppen, je nachdem die Zellen ihr Protoplasma in lebensthätigem Zustand behalten und daher auch unter Umständen im Stande sind, noch von Neuem zu wachsen und sich zu theilen (in Altmeristem, Phellogen u. dgl. überzugehen, bei Verwundungen Callus und Korkgewebe zu bilden u. dgl.) wie die chlorophyllhaltigen Gewebe, das saftige Parenchym der Rinde, der Knollen u. s. w — oder je nachdem die safthaltigen Zellen in einen Zustand dauernder Ruhe übergehen, wie in all den Fällen, wo das Protoplasma unkenntlich wird oder doch nur in zweifelhaften Rudimenten erhalten bleibt, wo auch nicht Chlorophyll, Stärke, Zucker, Inulin, Fett, Aleuron u. dgl. reservirte Baustoffe, sondern Excremente verschiedener Art, wie ätherische Oele, Harze, Gummi, Cystolithen, Krystalldrusen u. s. w. die Zellen erfüllen. Zellen dieser Art und daraus zusammengesetzte Gewebe sind, wie es scheint, niemals mehr einer weiteren Entwickelung fähig, z. B. unfähig zur Bildung von Wundkork mitzuwirken. Ein scharfer Gegensatz dieser nach dem Inhalt unterschiedenen Formen besteht nicht, vielmehr sind dabei nur die extremen Fälle ins Auge gefasst.

Ebenso finden sich die mannigfaltigsten Abstufungen, wenn wir die Verschiedenheit der Gewebeformen nach der Dicke und Consistenz der Haut betrachten. Von dem gewöhnlichen saftigen Parenchym mit dünnen, aber festen, elastischen, aus ziemlich reinem Zellstoff gebildeten Wänden ausgehend, finden wir, wie die dünnen Zellwände einerseits verkorken (Periderm), wie andrerseits die Zellwände anderer Gewebe an Dicke zunehmen und dabei entweder verholzen, verschleimen, oder steinhart werden. Das Wesen der Verholzung und Verschleimung wurde schon früher angedeutet, die collenchymatische Ausbildung gewisser Hypodermen werden wir später besprechen; hier sei einstweilen nur darauf hingewiesen, dass häufig Gewebeschichten oder Stränge oder Zellgruppen durch die ausserordentliche Härte und Dicke ihrer Zellwände sich bemerklich machen und von dem umgebenden Gewebe sich unterscheiden; solche Gewebe, die in allen Systemen auftreten können, wie die Steinzellen des Birnenfleisches und vieler Baumrinden, die dunkelbraunen Stränge im Stamm der Baumfarne u. dgl., mögen als Sclerenchym (Hartgewebe) bezeichnet werden.

Betrachten wir nun ferner die Gewebe mit Rücksicht auf die Form und Zusammenlagerung der Zellen, so leuchtet zunächst ein, dass die Form der Zellen die Art ihrer Verbindung unter einander bestimmt, dass aber auch andererseits die Lagerung schon vorhandener Zellen bestimmend einwirken muss auf die Art des Wachsthums, also auch auf die Form der sich ausbildenden Zellen. Lassen wir hierbei einstweilen die oben als Idioblasten bezeichneten Zellen ausser Betracht und beachten wir blos die Zusammenlagerung zahlreicher gleichartiger Zellen, so kann die alte Unterscheidung von Prosenchym und Parenchym auch jetzt noch festgehalten werden. Unter Prosenchym versteht man eine Zusammenlagerung von engen, gestreckten, spindelförmigen oder faserförmigen, an beiden Enden zugespitzten meist dickwandigen Zellen, deren Enden so zwischen einander eingeschoben und eingekeilt sind, dass Intercellularräume nicht übrig bleiben. Derartige prosenchymatische Anordnung zeigen vor Allem die faserigen Elemente des Holzes und des echten Bastes, nicht selten ist aber auch das Grundgewebe Prosenchym. — Sind dagegen die zusammengelagerten Zellen weitlichtig, rundlich oder polyedrisch und berühren sie einander mit breiten Flächen, so nennt man das Gewebe ein Parenchym; in gestreckten Organen wie Wurzeln, Internodien u. s. w. sind die Zellen gewöhnlich auch parallel der Axe gestreckt, aber oben und unten quer abgestutzt und mit breiten Querwänden in longitudinale Reihen geordnet; in den grünen Laubblättern dagegen finden sich meist zweierlei parenchymatische

Gewebe; das sog. Palissadenparenchym unter der oberen Epidermis, dessen Zellen senkrecht zur Blattfläche gestreckt aber seitlich dicht zusammengelagert sind, während die untere Hälfte des Blattgewebes aus Schwammparenchym besteht, dessen Zellen rundlich sind und somit verhältnissmässig grosse Intercellularräume übrig lassen, oder sie sind mit Auswüchsen, Armen und Aesten versehen, mit denen sie ihre Nachbarn berühren, so dass das Gewebe noch grössere Lockerheit gewinnt. Im höchsten Grade gelockert erscheint das Parenchym, wenn die Zellen gradezu mehrstrahlige Sterne darstellen, die einander nur mit den Enden der Strahlen berühren, wie im Schaft mancher Binsen, im Blattstiel von Musa und anderwärts. Weder prosenchymatisch noch parenchymatisch ist das Gewebe der grossen Pilzkörper, das sich (z. B. Fig. 55) aus zahlreichen Hyphen, d. h. aus langen, verzweigten, dünnen, an der Spitze fortwachsenden, durch Quertheilung sich gliedernden Fäden zusammensetzt und am besten als Hyphengewebe bezeichnet wird. Sind die Hyphen dicht verflochten, ihre Glieder kurz und weit, so entsteht auf Quer- und Längsschnitten der Schein eines Parenchyms, das man deshalb als Pseudoparenchym bezeichnet.

Es wurde schon oben hervorgehoben, dass inmitten des aus zahlreichen gleichartigen Zellen zusammengesetzten Gewebes nicht selten einzelne Zellen eine ganz besondere, von ihren Nachbarn auffallend abweichende Ausbildung erlangen und dass ich dieselben unter dem Namen Idioblasten zusammenfasse. Die Idioblasten können in dreifacher Weise von dem umgebenden Gewebe abweichen, 1) sind sie ihren Nachbarn gleich geformt und nur durch auffällig anderen Inhalt ausgezeichnet, z. B. durch gefärbten Zellsaft, während die Umgebung farblosen besitzt, oder durch ätherisches Oel, Harz, Gummi u. dgl., in welchem Falle derartige Zellen auch als einfache Drüsen bezeichnet werden; oder sie enthalten grosse Krystalldrusen, Raphidenbündel oder Cystolithen, in welchen Fällen ich die Idioblasten als Lithocysten zusammenfasse. 2) Während bei den Farbstoffzellen, einfachen Drüsen und Lithocysten die Zellhaut dünn bleibt, verdickt sie sich in anderen Fällen oft so, dass von dem Lumen der Zelle nur ein enger Canal oder eine kleine centrale Höhlung übrig bleibt; die verdickte Zellhaut zeigt Schichtung, Porencanäle und ist meist sehr hart; derartige Idioblasten können allgemein als Steinzellen zusammengefasst werden; häufiger als ganz isolirt, treten sie in Gruppen oder Schichten auf und bilden dann das oben bereits als Sclerenchym bezeichnete Gewebe. — 3) Schon bei den unter 1) und 2) genannten Idioblasten tritt die Neigung hervor, grösseren Umfang anzunehmen, als die sie umgebenden Zellen, die Steinzellen besonders bilden oft Auswüchse; dies tritt in auffallender Weise bei einer dritten Gruppe von Idioblasten hervor, die sich nicht nur durch ihren Inhalt und die Form ihrer Haut, sondern ganz besonders durch sehr beträchtliche Grössenzunahme und durch starkes Längenwachsthum mit Verzweigung auszeichnen. In ziemlich geringem Grade ist dies bei Fig. 16 der Fall, auffallender sind schon die sog. Spicularzellen der Gymnospermen (Fig. 52), die in ihrer dicken Wand meist zahlreiche Krystalle enthalten und sehr bedeutende Grösse mit auffallender Zweigbildung verbinden; hierher gehören auch die inneren sog. Sternhaare im Blattstiel von Nuphar (Fig. 68), denen sich zu-

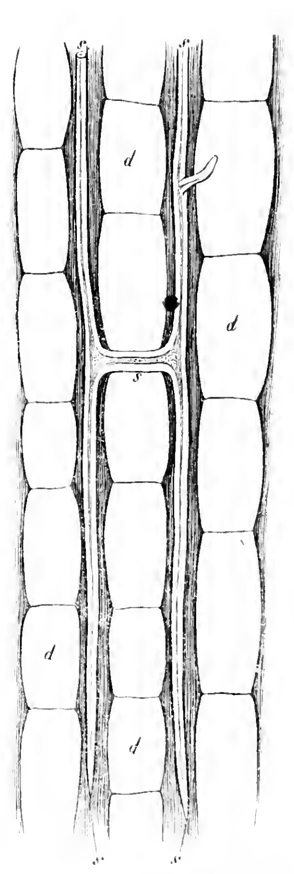


Fig. 70. Aus einem Längsschnitt durch den Blattstiel von Monstera deliciosa. — *dd* Parenchymzellen; *s* ein Trichoblast.

nächst die sehr ausgezeichneten Idioblasten von Van Tieghem[1], poils genannt, im Grundgewebe der Monsterineen einer Gruppe der Aroideen) anschliessen. Fig. 70 zeigt einen Längsschnitt durch den Blattstiel von Monstera deliciosa; eine in der mittleren Parenchymreihe liegende Zelle *s* hat rechts und links sich verzweigend je einen Arm aufwärts und abwärts in die Intercellularräume des Parenchym ausgesendet, von denen der eine noch einen kleinen Seitenast treibt; die Wand ist so verdickt, dass das Lumen nur einen engen Canal bildet. Diese Zellen sind im Gewebe der Monsterineen sehr häufig und erscheinen, wenn man Blattstiele zerreisst oder mit stumpfem Messer schneidet, als feine, zähe Haare, die aus dem Gewebe herausragen. Grade die Verschiedenheit der Formen derartiger Idioblasten fordert bei der Häufigkeit ihres Vorkommens dazu auf, sie unter einem besonderen Namen zusammenzufassen, zu welchem Zweck ich den Ausdruck **T r i c h o b l a s t e n** vorschlage, um ihre Aehnlichkeit mit manchen Haarformen (Trichomen) der Epidermis anzudeuten. — Die bisher genannten Formen der Trichoblasten sind so dickwandig, dass der Inhalt kaum in Betracht kommt und physiologisch gewiss als Nebensache zu betrachten ist, wenn er nicht ganz verschwindet und durch Luft ersetzt wird. In anderen Fällen jedoch ist der Inhalt Milchsaft, der bei Verletzung der Pflanze mehr oder minder reichlich hervorquillt; diese zuerst von David[2]) in ihrer Eigenartigkeit erkannten und mit den im Blattstiel der Monsterineen vorkommenden Trichoblasten verglichenen, von ihm **M i l c h z e l l e n** genannten Gebilde, wurden früher mit den echten Milchsaftgefässen verwechselt, die zu den Zellfusionen (s. unten) gehören. Die Milchbehälter der Euphorbiaceen, Moreen, Apocyneen und Asclepiadeen sind jedoch allseitig geschlossene, sehr lange, an den Enden oft vielfach verzweigte Zellen, die unter einander nicht communiciren; sie entstehen frühzeitig, nahe der Stammspitze im jungen Grundgewebe der primären Rinde, oder auch des Markes, wenn die Markseite der Gefässbündel Phloem enthält (Hoja carnosa); anderen Falls können die der Rinde angehörenden Milchzellen jedoch auch Zweige durch den Holzring in das Mark senden (Euphorbiaceen, Moreen). Die Milchzellen der Blätter sind bei den Euphorbien nur Fortsetzungen derer der Internodien. Die ausserordentliche Länge der Milchzellen zumal bei Hoja carnosa erschwert die Erkennung ihrer wahren Natur und erklärt sich leicht aus ihrer frühzeitigen Entstehung im Stammende, die es bedingt, dass sie das ganze Längenwachsthum desselben, so wie das Flächenwachsthum des Blattes mitmachen müssen. Leichter als anderwärts sind diese milchführenden Trichoblasten bei Euphorbia splendens zu erkennen, da sie sich

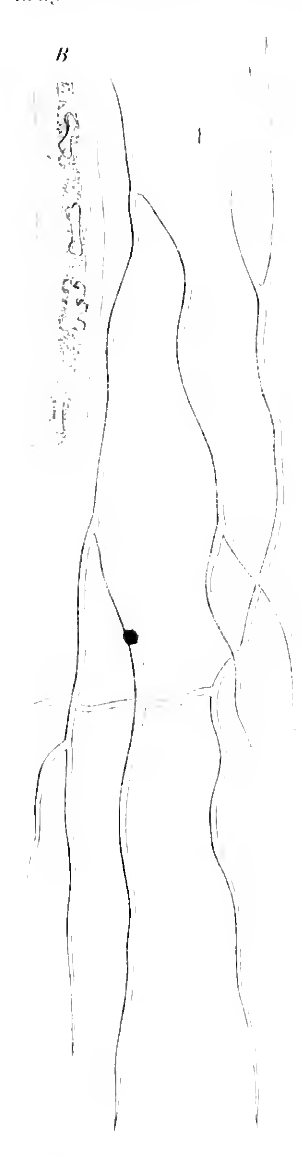



Fig. 71. Milchzellen von Euphorbia splendens aus einem durch Fäulniss macerirten Zweigende frei präparirt. *A* eine ganze und eine halbe Zelle schwach vergr.; *B* ein Stück stark vergr.

1) Van Tieghem: structure des Aroidées in Ann. des sc. nat. 1866. VI. — Vergl. ferner Otto Buch: über Sclerenchymzellen. Breslau 1870.

2) Georg David: über die Milchzellen der Euphorbiaceen, Moreen, Apocyneen und Asclepiadeen, Dissertation. Breslau. 1872.

hier vermöge ihrer sehr dicken festen Haut leicht vollständig isoliren lassen und durch die in ihnen enthaltenen sehr sonderbar geformten Stärkekörner neben dem geronnenen Milchsaft mit Sicherheit von jeder anderen Gewebebildung zu unterscheiden sind. Die in Fig. 71 abgebildeten Milchzellen (schwach vergrössert und in ihrer Länge auf etwa $^1/_4$ reducirt) habe ich in der Weise gewonnen, dass ich Zweigenden von Euphorbia splendens in Wasser faulen liess, bis das Gewebe teigig weich wurde; alsdann wurden grössere Klumpen der erweichten Masse mit der Nadel auf dem Objectträger zerzupft, der Zellenbrei so gut als möglich abgespült, bis die langen Milchzellen fast ganz rein dalagen und an beiden Enden ihre geschlossenen Zweige völlig übersehen liessen. Ueber das Verhalten der Milchzellen in Blättern der genannten Pflanzen erlangt man nach dem Vorgange David's hinreichende Gewissheit, wenn man junge Blätter erst in Alkohol extrahirt und sie dann durch Erwärmen in Kali durchsichtig macht. Bei Ficus elastica sind die Milchzellen dünnwandig und schwerer zu verfolgen, noch mehr bei Nerium Oleandre, wo auch der Inhalt mehr limpid ist.

Den Gegensatz zu den Idioblasten, die sich in ihrer Eigenartigkeit gegen ihre Umgebung abschliessen, bilden die Zellfusionen, die dadurch zu Stande kommen, dass gleichartige Zellen ihre gewebeartige Verbindung bis zu völliger Verschmelzung ihrer Inhalte steigern, indem die sie trennenden Scheidewände ganz oder theilweise aufgelöst werden. Auf diese Art bilden sich fadenförmige Aggregate unter sich communicirender Zellen, luftführende oder saftführende Röhren, die als Gefässe (Holzgefässe, Bastgefässe = Siebröhren, Milchgefässe) bezeichnet werden, aber auch rundliche Zellengruppen oder Zellennester können durch Auflösung ihrer Wände und Herstellung eines grösseren safterfüllten Hohlraums Zellfusionen bilden, die wir allgemein als Drüsen (speciell als zusammengesetzte Drüsen) bezeichnen können. Wie der Unterschied der Idioblasten von den eigentlichen Gewebezellen zunächst nur ein quantitativer, durch Steigerung gewisser Eigenschaften hervorgerufener ist, so haben wir auch in den Zellfusionen nur extreme Fälle des gewöhnlichen Verhaltens benachbarter Zellen zu erkennen, insofern auch diese ihre Inhalte durch die geschlossenen Scheidewände hindurch auf dem Wege der Diffusion in Verbindung setzen. Daher kommt es, dass wir häufig Gewebeformen, Vergesellschaftungen von eigenthümlichen Zellen begegnen, die sich physiologisch wie Zellfusionen verhalten, obgleich es fraglich ist, ob die Lumina der Zellen wirklich in offene Verbindung treten.

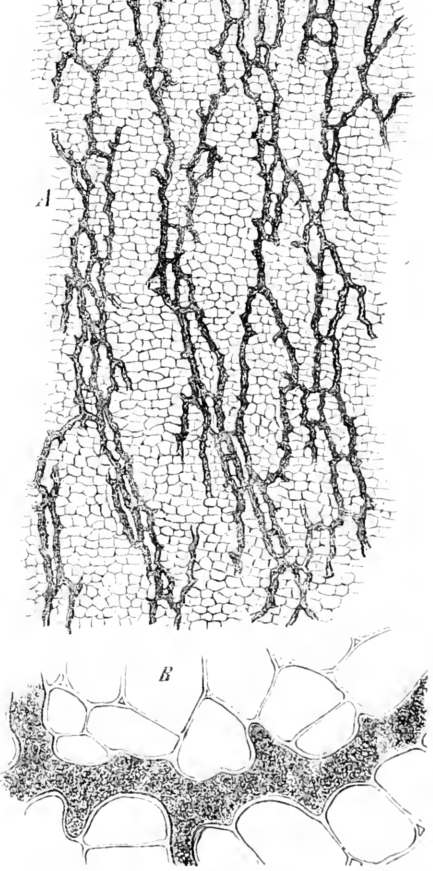



Fig. 72. *A* Tangentialer Längsschnitt durch das Phloem der Wurzel von Scorzonera hispanica; im parenchymatischen Gewebe verlaufen zahlreiche, seitlich unter sich anastomosirende Milchsaftgefässe. — *B* ein kleines Stück eines Milchgefässes mit den angrenzenden Parenchymzellen stärker vergrössert.

Knüpfen wir nun unsere specielleren Betrachtungen sogleich wieder an die Milchsaft führenden Organe an, die wir in einer besonderen Form als Milchzellen vorhin bei den Euphorbien, Ficus, Apocyneen und Asclepia-

ceen kennen lernten, so begegnen wir hier den echten Milchgefässen, welche, soweit die noch keineswegs abgeschlossenen Beobachtungen reichen, dadurch entstehen, dass schon frühzeitig im jungen Gewebe, besonders der Fibrovasalstränge, reihenweise geordnete Zellen durch völlige Auflösung ihrer Querwände in offene Verbindung treten, wodurch lange mit Milchsaft erfüllte Röhren entstehen (Fig. 72), die gewöhnlich auch seitwärts unter einander anastomosiren und die ganze Pflanze als ein continuirliches Röhrensystem durchziehen[1].

Milchsaftgefässe von sehr vollkommener Entwickelung besitzen die Cichoriaceen, Campanulaceen und Lobeliaceen; sie gehören hier zu den Fibrovasalsträngen, die sie als netzartig anastomosirende Röhren durch die ganze Pflanze hin begleiten, bei den Cichoriaceen der äusseren, bei den beiden anderen Familien der inneren Phloëmschicht eingelagert; ihre Form wird am besten erkannt, wenn man Abschnitte dieser Pflanzen einige Minuten in verdünnter Kalilösung kocht; die Netze lassen sich dann schon in dem durchsichtigen Gewebe deutlich erkennen (Fig. 72), und es ist leicht, sie in grösseren Stücken ganz frei zu legen. — In den Papayaceen (Carica und Vasconcella) verlaufen die Milchsaftgefässe dagegen im Xylem der Fibrovasalstränge; sie, d. h. die Zellen, durch deren Fusion sie sich bilden, werden von dem Cambium mit den anderen Elementen des Xylems schichtenweise wiederholt erzeugt; die getüpfelten und netzförmig verdickten Holzgefässe wechsellagern mit ihnen. Die Ausläufer der Milchsaftgefässe umspinnen diese nach allen Richtungen und legen sich zuweilen fest an ihrer Oberfläche an; ausserdem verlaufen aber auch in den Markstrahlen horizontale Aeste dieser Schläuche, welche gegen die primäre Rinde hin in zerstreuten Verästelungen oder rücklaufenden Schlingen endigen, ebenso im Mark, soweit der Stengel hohl ist. So wie bei den zuletzt genannten Familien entwickelt sich in den horizontalen Scheidewänden, welche das Markgewebe bei dem Ursprung jedes Blattstiels in der Stengelhöhlung bildet, ein reiches Netz von Milchgefässen, welches in zahllosen Verästelungen und in mehreren Lagen über einander die horizontale Scheidewand quer durchsetzt und die Schläuche der Markstrahlen und des ganzen Holzcylinders in Verbindung bringt. — Bei den Papaveraceen (Chelidonium, Papaver, Sanguinaria) sind die Milchgefässe ebenfalls sehr vollkommen entwickelt, sie sind aber hier nicht so wie bei den erstgenannten Familien in bandförmige Gruppen vereinigt, sondern sie laufen meist in grösserer Entfernung, von einander getrennt, zerstreut im Phloëm und dem umgebenden Parenchym; einzelne erscheinen auch im Mark, ins Xylem dringen sie nicht ein; seitliche Auswüchse und Queranastomosen sind im Stamm selten, in den Blättern und besonders in den Carpellen häufig, hier werden im parenchymatischen Grundgewebe engmaschige Netze gebildet (Unger); ähnlich in der Wurzelrinde. Bei dieser Familie, zumal im Wurzelparenchym von Sanguinaria canadensis ist nach Hanstein die Entstehung der Milchsaftgefässe durch Verschmelzung von Zellreihen (Auflösung der Wände zwischen Nachbarzellen) mit Evidenz nachzuweisen; es kommen hier unvollkommene Verschmelzungen vor, in deren Folge die Schläuche rosenkranzförmig erscheinen. Bei den Aroideen finden sich in den Fibrovasalsträngen und dem Grundgewebe netzartig verbundene Milchsaftgefässe; manche Gattungen, Caladium, Arum zeigen aber noch das Eigenthümliche, dass innerhalb des Xylems safthaltige Röhren verlaufen, die ihrer Stellung, zum Theil ihrer Structur nach als metamorphosirte Spiralgefässe aufgefasst werden können; aber auch im Grundgewebe verlaufen einfache, weite, jenen ähnliche Schläuche. — Bei der Gattung Acer verwandeln sich die Siebröhren in Milchsaftgefässe, wie aus ihrer Lagerung im Phloëm und ihrer Wandbildung hervorgeht.

Uebrigens kommen echte Milchgefässe bei den Monocotylen kaum vor. Der besonders in den Zwiebelschalen von Allium Cepa ziemlich reichliche Milchsaft findet sich in reihen-

1) Das Folgende stützt sich vorwiegend auf die Angaben J. Hanstein's in dessen Preisschrift »Die Milchsaftgefässe und die verwandten Organe der Rinde«, Berlin 1864. — Vergl. ferner Dippel »Entstehung der Milchsaftgefässe und deren Stellung im Gefässbündelsystem«, Rotterdam 1865. — Vogel im Jahrb. für wiss. Bot. V. p. 31.

weise angeordneten, weiten langgestreckten Zellen, deren breite Querwände siebartig oder gitterartig gebildet sind, deren wirkliche Durchbohrung jedoch noch zweifelhaft ist (Fig. 73), wo zwei solche Schläuche einander seitlich anliegen, da zeigen auch die Längswände Tüpfelbildungen ähnlich denen unfertiger Siebröhren. Diese Zellreihen durchziehen die Zwiebelschalen, an deren Basis sie anastomosiren, ebenso die Laubblätter, und Blüthenschäfte in langen, nahezu parallelen Zügen, welche meist durch 1—3 Zellschichten von der Epidermis getrennt sind. Aehnliche Reihen bilden die Schlauchgefässe der Amaryllideen (Narcissus, Leucojum, Galanthus); sie sind den Milchsaftgefässen dadurch noch ähnlich, dass die Querwände der Zellreihen theilweise, zuweilen ganz aufgelöst werden; ihr Saft ist aber nicht milchig, er enthält zahlreiche nadelförmige Krystalle von oxalsaurem Kalk (Raphiden). An diese schliessen sich nun zahlreiche andere Bildungen der Monocotylen an, die kaum noch eine Aehnlichkeit mit Milchsaftgefässen haben; bei manchen Liliaceengattungen (Scilla, Ornithogalum, Muscari) bilden die Schlauchgefässe oft unterbrochene kürzere Zellenzüge, in den Zwiebeln selbst vereinzelte grössere Parenchymzellen, jenen durch ihren Gehalt an Raphiden ähnlich. Dass aber die raphidenhaltigen Zellen wirklich Zellfusionen bilden können, welche morphologisch den Milchsaftgefässen durchaus gleich sind, zeigen die Commelynaceen; hier treten in dem jungen Parenchym des Grundgewebes der Internodien und Blätter Zellreihen hervor, die sich frühzeitig durch ihren Gehalt an Raphiden vor der Umgebung auszeichnen, sie theilen sich nicht mehr, während ihre Nachbarn sich noch durch Querwände verkürzen, sie bleiben also länger als diese und ihre Querwände werden bei dem Wachsthum des ganzen Organs, wobei die Zellen sich strecken, nach Hanstein aufgelöst. So entstehen aus den krystallhaltigen Zellreihen des Grundgewebes lange continuirliche Schläuche, erfüllt mit Raphiden von enormer Länge [1]).

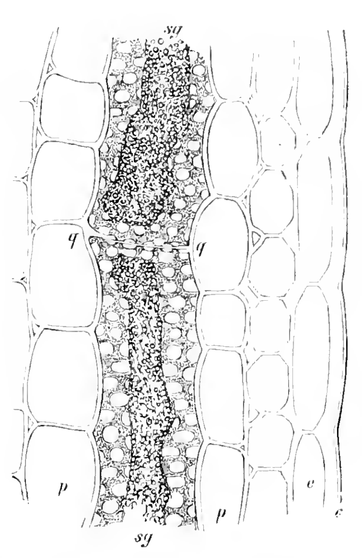



Fig. 73. Längsschnitt durch die Zwiebelschale von Allium Cepa; *e* die Epidermis, *c* Cuticula; *p* Parenchym; *sg* der in Kalilösung geronnene Milchsaft des Schlauchgefässes, dessen Querwand bei *q q*; die Längswand zeigt Tüpfelbildung, sie trennt das hier sichtbare Schlauchgefäss von einem dahinter liegenden.

Wenn wir so bei den Monocotylen Uebergänge von den unvollkommenen Milchgefässen der Küchenzwiebel bis zu blossen, nicht mehr milchsaftführenden Lithocysten (Raphidenzellen) finden, so bieten anderseits die Siebröhren echte Zellfusionen dar, die zwar gewöhnlich schleimige Eiweissstoffe enthalten, zuweilen aber auch Milchsaft bilden, wie bei Acer (nach Hanstein) und bei den Convolvulaceen (nach Vogel l. c.)[2]).

Während die echten Milchgefässe nur auf einige Pflanzenfamilien beschränkt sind, bilden dagegen die Siebröhren einen wie es scheint nie fehlenden Bestandtheil des Phloëms der Fibrovasalstränge; ausserhalb derselben kommen sie nicht vor; ihre morphologischen Beziehungen sollen daher erst bei den Fibrovasalsträngen besprochen werden; hier interessiren sie einstweilen nur als eine besondere Form der Zellfusionen. Die Siebröhren erscheinen im jungen Bastgewebe (Phloëm) als lange und weite, reihenweise über einander gestellte

---

1) Vergl. Hanstein l. c. und Monatsber. der Berliner Akademie 1859.

2) Ausser in den bisher genannten Zellenformen findet sich Milchsaft auch in manchen Intercellulargängen (z. B. von Alisma Plantago, Rhus) und zuweilen in Gefässen des Holzes, wie bei Carica, manchen Convolvulaceen. Vergl. darüber die gen. Literatur, ferner Trecul Comptes rendus LXI 1865 und Van Tieghem Ann. des sciences nat. 5m serie VI 1866. — Ferner David l. c. p. 57.

zartwandige Schläuche mit querliegenden oder schiefen Scheidewänden, an denen sich bald ein Netzwerk von Verdickungsleisten bemerklich macht, welche dünnere Areolen umschliessen. Später erscheinen diese letzteren wirklich durchbohrt, während die verdickten Leisten zwischen ihnen oft enorm aufquellen; in diesem Zustand wird die von zahlreichen Poren durchbohrte Querwand als Siebplatte bezeichnet. Sie ist gewöhnlich breiter als der mittlere Durchmesser der Schläuche, die daher an ihren Querwänden (den Siebplatten) aufgetrieben erscheinen und dadurch eine sehr charakteristische Form annehmen. Auch an den Seitenwänden, wo benachbarte Siebröhren an einander liegen, bilden sich meist einfacher gebaute Siebplatten. Der Inhalt der jüngeren Siebröhren ist gewöhnlich ein zäher, gegen verschiedene Lösungsmittel sehr resistenter Schleim von eiweissartiger Beschaffenheit, der sich auf beiden Seiten der Platte anhäuft und die Siebporen erfüllt. Die eigenthümliche Configuration der Siebplatte und die Schwierigkeit, dünne Längsschnitte durch dieselbe herzustellen, erschwert die Erkennung dieser Verhältnisse, zumal der Durchbohrung der Siebplatte, die aber durch ein von mir zuerst angewandtes Verfahren durchaus sicher gestellt werden kann[1]; es genügt, dünne Längsschnitte des Phloëms mit Jodlösung zu durchtränken, bis eine Bräunung des Inhalts der Siebröhren eintritt, und dann concentrirte Schwefelsäure zuzusetzen; diese löst die Zellhäute sammt der Substanz der Siebplatten auf und es bleibt nur der tiefgebräunte schleimige Inhalt übrig; die oberhalb und unterhalb der Siebplatte liegenden Anhäufungen des letzteren erscheinen nun durch dünne Fäden von gleicher Substanz verbunden (Fig. 74 *p*); dies sind offenbar die die Siebporen erfüllenden Schleimstränge, deren Continuität den Beweis liefert, dass die Siebporen wirklich offene, wenn auch sehr enge Canäle bilden, welche je zwei benachbarte Schläuche in offene Verbindung setzen. Mohl nannte die von Hartig entdeckten Siebröhren Gitterzellen, da es ihm und späteren Beobachtern nicht gelang, ihre Durchbohrung zu erkennen, was nach Hanstein jedoch auch durch Einwirkung von Jod in Chlorzink gelingt.

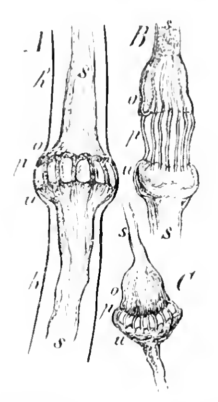



Fig. 74. Verbindungsstücke von Siebröhren, die Durchbohrung der Querwände nach Auflösung der Zellhaut durch Schwefelsäure zeigend. *A* u. *B* aus dem Blattstiel von Cucurbita; *C* aus dem Stamme von Dahlia. Bei *A* ist die Zellhaut *h h'* noch nicht völlig aufgelöst. *s* der protoplasmatische Schleim, *o* und *u* Anhäufung desselben auf der Ober- und Unterseite der Querwand; *p* die Schleimstränge, welche diese Anhäufungen verbinden und die Poren der Siebplatten ausfüllen.

Es ist nun noch keineswegs gewiss, ob alle die in neuerer Zeit als Siebröhren bezeichneten Zellenzüge des Phloëms wirklich durchbohrte Siebplatten haben, also Zellfusionen sind. — Auch die Zellen des parenchymatischen Grundgewebes zeigen nicht selten an ihren Scheidewänden siebplattenartige Bildungen (vergl. Fig. 21), so z. B. in den Fiederblättchen der Cycadeen, in der Rinde von Ceropegia aphylla (einer Asclepiadee), von denen jedoch Borščow ausdrücklich[2] angiebt, dass sie nicht wirklich durchbohrt, dass vielmehr die Poren von dünnen Häutchen verschlossen sind. Von Interesse ist, dass die die Rinde durchziehenden Milchzellen bei Ceropegia, sowie (nach David l. c. p. 57) bei den Euphorbien mit den sie berührenden Parenchymzellen durch solche Gitterplatten verbunden sind, die, wenn sie auch keine offene Verbindung der Inhalte herstellen, doch den Austausch gewisser Bestandtheile durch Diffusion erleichtern müssen.

Zu den Zellfusionen gehören die meist mit Luft gefüllten Gefässe des Holzes (Holzröhren), zumal die mit gehöften Tüpfeln versehenen, so wie auch die mit den gleichen Tüpfeln versehenen Holzzellen (Tracheïden), in Betreff deren das bei Fig. 23—27 Gesagte

1) Mohl: botan. Zeitg. 1855 p. 873. Nägeli: Sitzungsber. d. K. Bayerischen Acad. d. Wiss. 1861. — Sachs: Flora 1863 p. 68. — Hanstein: die Milchsaftgefässe, Berlin 1864 p. 23 ff.

2) Borščow: Jahrb. f. wiss. Bot. VII p. 348.

hinreichend Auskunft giebt. Bei den kurzgliederigen, weitlichtigen Gefässen des secundären Holzes der Angiospermen löst sich häufig die ganze quer- oder schief gestellte Scheidewand vollständig auf, so dass die ganze Reihe der das Gefäss bildenden Zellen ein überall offenes Rohr darstellt; häufig aber (z. B. Helianthus, Sonchus, Cirsium u. v. a.)[1] ist die Auflösung der Scheidewand nur partiell, es bleiben dickere leistenförmige Partien erhalten, welche die Form von Netzen, Gittern oder zumal bei sehr schiefen Querwänden von Leitersprossen haben können. Stellen auf diese Weise die echten Holzgefässe luftführende Röhren dar, deren einzelne Theile früher geschlossene Zellen waren, so communiciren dieselben auch seitwärts unter einander durch die früher beschriebenen offenen gehöften Tüpfel; diese seitliche Communication ist bei den prosenchymatisch gelagerten Tracheiden z. B. denen der Coniferen (Fig. 23) und denen der Farne (Fig. 27) sogar die einzige, da bei den oben und unten zugespitzten Zellen eigentliche Querwände, welche ganz durchbrochen werden könnten, gar nicht vorhanden sind. Dagegen ist es fraglich, ob die Glieder, aus denen die Ring- und Spiralgefässe bestehen (Fig. 18), unter einander in offener Communication stehen, zumal dann, wenn die Spiralfaserzellen kurz bleiben, wie in den dünnsten Ausläufern der Gefässbündel im Diachym der Blattspreiten, wo sie sich oft beträchtlich erweitern. Sehr übersichtliche Präparate dieser Art gewinnt man, wenn sehr junge Blätter einige Zeit in Kalilösung gekocht und dann in Glycerin gelegt werden. — Wo die Spiralgefässe jedoch frühzeitig in solchen Organen entstehen, die später ein beträchtliches Längenwachsthum erfahren, wobei die anfangs sehr engen Windungen des Spiralbandes (Fig. 75) weit auseinander gezogen werden, da darf man annehmen, dass das dünne Grenzhäutchen zwischen den prosenchymatisch neben einander liegenden Enden der Spiralzellen zerreisst und so eine offene Verbindung derselben auf weite Strecken hin hergestellt wird. Aus diesen hier nur angedeuteten und anderen Gründen ist es daher auch nicht zweckmässig, den Begriff des Gefässes ausschliesslich auf diejenigen Fälle zu beschränken, wo die einzelnen das Gefäss bildenden Glieder (Zellen) wirklich durch Auflösung von Querwänden zu einem offenen Rohr verschmelzen; hier wie überall bei der Betrachtung der Gewebeformen findet man Uebergangsgebilde und die Bestimmung der wissenschaftlichen Begriffe darf nicht ausschliesslich nach einem willkürlich gewählten Merkmale vorgenommen werden, muss vielmehr der morphologischen und physiologischen Bedeutung der Gewebeformen allseitig Rechnung tragen.

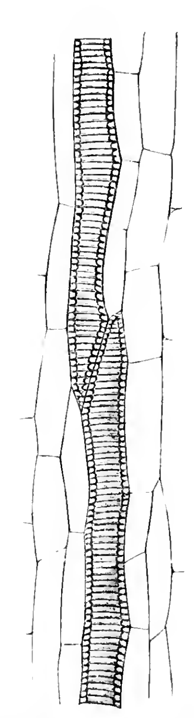


Fig. 75. Aus dem sehr jungen Fibrovasalstrang eines jungen Blattstiels von Scrophularia aquatica; Theil eines Schraubengefässes umgeben von Procambium; zwei schraubenartig verdickte Zellen legen sich prosenchymatisch zusammen; bei der Streckung des Blattstiels werden die jetzt dicht auf einander liegenden Windungen des Schraubenbandes aus einander gezogen, dieses löst sich von der dünnen Wandung ab, welche dem Gefäss und den Nachbarzellen gemeinsam ist, und so wird ein abrollbares Schraubenband gebildet.

Die bisher erwähnten Zellfusionen haben das physiologisch gemein, dass sie dem Stoffaustausch dienen und dass gerade in ihnen das Mittel vorhanden ist, diesen Stoffaustauch entfernter Organe durch die offenen Röhren, die sie bilden, zu beschleunigen und zu erleichtern; dafür spricht neben anderen physiologischen Gründen

1) Vergl. E. Tangl im Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien 1871. Maiheft.

schon der Verlauf dieser Röhren, der sie befähigt, vorwiegend in longitudinaler Richtung die verschiedenen Organe der Pflanze, die Stoffbildenden mit den Stoff verbrauchenden, unter einander in offene Verbindung zu setzen. Dies gilt unzweifelhaft für die Siebröhren, welche vorwiegend dem Transport der schwer diffundirenden Eiweissstoffe, gelegentlich und nebenher dem der Kohlehydrate dienen[1], aber auch für die Milchgefässe, insofern dieselben eiweissartige Stoffe, Fette und Kohlehydrate enthalten; die Bedeutung der Milchsaftgefässe als Organ des Transports für Baustoffe[2]) wird dadurch nicht beseitigt, dass sie gewöhnlich auch unbrauchbare Secrete enthalten, was ja von den Blutadern der Thiere ebenfalls gilt. Die Holzgefässe endlich finden ihre Bedeutung darin, dass sie innerhalb des dichten, interstitienfreien Holzgewebes luftführende Canäle darstellen, welche hier die luftführenden Intercellularen des saftigen Parenchyms ersetzen.

Eine ganz andere Bedeutung müssen wir dagegen der letzten noch zu beschreibenden Form der Zellfusionen, den zusammengesetzten Drusen vindiciren. Dass sie nicht dem Stofftransport dienen, zeigt schon ihre rundliche Form, durch welche sie als locale Bildungen ganz ungeeignet sind, verschiedene Regionen der Pflanze in Verbindung zu setzen; damit stimmt aber auch überein, dass die Stoffe, welche in den Drusen sich anhäufen, bei dem Wachsthum keine weitere Verwendung finden, vielmehr als Excremente, als Nebenproducte des Stoffwechsels zu betrachten sind.

Der hergebrachte Sprachgebrauch verbindet mit dem Wort Druse einen sehr unbestimmten Sinn, insofern er nicht nur einzelne Zellen mit eigenthümlichem Inhalt, sondern auch gewisse äussere Organe, wie die Nectarien der Blüthen und die Leimzotten vieler Laubknospen als Drusen bezeichnet. Bei dieser ausgedehnten Anwendung ist es unmöglich, das Wort Druse bestimmt zu definiren[3]). Um dies zu erreichen, können wir jedoch vor allem die einzelligen Drusen des älteren Sprachgebrauchs ganz ausschliessen, da wir consequenter Weise (gegen den Sprachgebrauch) auch die Lithocysten und die Gummizellen mit aufnehmen müssten, die wir mit jenen einzelligen Drusen zusammen bereits dem allgemeineren Begriff der Idioblasten untergeordnet haben. Definiren wir nun den Begriff der Druse dahin, dass wir darunter eine gegen die Umgebung scharf abgegrenzte Gruppe von Zellen verstehen, welche sich auflösen und so einen oft von besonderen Gewebeschichten umgebenen mit Excreten (zumal ätherischen Oelen) erfüllten Hohlraum bilden, so sind damit allerdings gewisse nahe verwandte Gewebeformen ausgeschlossen, wie die schon genannten Nectarien und die Leimzotten[4]), die wir jedoch, um ihre Verwandtschaft mit jenen anzudeuten, als drusenähnliche Formen im Gegensatz zu jenen echten Drusen bezeichnen können.

Als Beispiele echter Drusen in unserem Sinne sind vor allem die grossen zahlreichen Behälter des ätherischen Citronenöls in den Schalen der Citrusfrüchte zu nennen. Sie sind schon im jungen Fruchtknoten der Blüthe als rundliche Zellennester zu erkennen, deren Inhalt sich durch trübes Protoplasma und kleine Oeltropfen auszeichnet; bald quellen die Wände dieser Zellen auf, durch Druck können die einzelnen Zellen isolirt werden; dann verflüssigen sich die Wände, es entsteht ein umfangreicher kugeliger Raum, der mit wässrigem Schleim und darin schwimmenden grossen Tropfen ätherischen Oels gefüllt ist. Die den Hohlraum umgebenden Zellschichten bilden eine Hülle, die ihn von dem Hohlraum scharf abgrenzt. — Die Entstehung zweier verschiedener Drusenformen von Dictamnus Fraxinella nach Rauter[5]) wird durch die hier nebenstehenden Figuren versinnlicht. Fig. 76 stellt die Entwickelung einer Drüse der Blattoberseite dieser Pflanze dar, die ihren starken

1) Vergl. Sachs Flora 1863, p. 50. — Briosi bot. Zeitg. 1873 Nr. 20—22.

2) Sachs Experimentalphysiologie 1865, p. 386.

3) Schon die ursprüngliche Bedeutung des Wortes Druse = Drüse bedeutet an sich etwas zusammengesetztes, z. B. Krystalldruse im Gegensatz zum einzelnen Krystall.

4) Vergl. weiter unten § 15 unter Epidermis, Haare.

5) Rauter: zur Entwickelungsgesch. einiger Trichomgebilde. Wien 1871.

Geruch dem Inhalt dieser Organe verdankt. Die Entstehung dieser Blattdrusen von Dictamnus nimmt von nur zwei Zellen ihren Ausgang, deren eine der jungen Epidermis, die andere der nächsten Parenchymschicht angehört; jene liefert ihrerseits zwei Zellschichten, deren aussere (*d*) eine Fortsetzung der Epidermis bildet, während die innere (*c*) mit zur Bildung des Drüsengewebes beiträgt, das der Hauptmasse nach durch Theilungen der zweiten

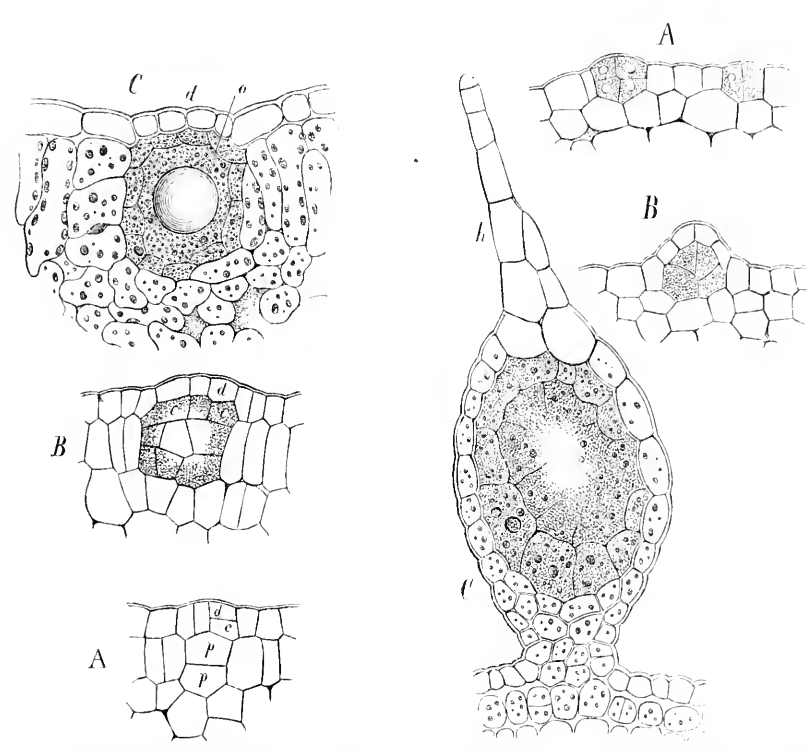



Fig. 76. Drüse der Blattoberseite von Dictamnus Fraxinella nach Rauter. — *A*, *B* frühe Entwicklungszustände, *C* fertige Drüse. — *d* die Deckschicht, die sich als Fortsetzung der Epidermis ausbildet; *c* und *p* Mutterzellen des Drüsengewebes; *c* ein grosser Tropfen ätherischen Oels.

Fig. 77. Drüse mit Haar aus der Infloresccnz von Dictamnus Fraxinella nach Rauter. — *A*, *B* frühere Entwicklungszustände; *C* die fertige Drüse mit dem Haar auf ihrem Scheitel.

Drüsenmutterzelle entsteht (*pp*); die Hüllschicht der Drüse ist hier kaum ausgebildet, wie Fig. 76 *C* zeigt. — Auf den Blüthenstielen, Bracteen und Kelchblättern derselben Pflanze finden sich grosse sitzende oder kurzgestielte Drüsen von ungefähr eirunder Gestalt, die auf ihrem Scheitel ein einfaches Haar tragen (Fig. 77 *h*). Sie entstehen, wie Rauter zeigt, aus je einer einzelnen Zelle der jungen Epidermis, die sich zunächst durch senkrechte, dann durch tangentiale Wände theilt (Fig. *A*); so werden zwei Schichten gebildet, deren äussere eine Fortsetzung der Epidermis darstellt, während die innere unter weiteren Theilungen das Drüsengewebe erzeugt (Fig. *B*); im weiteren Verlauf der Entwickelung wird nun der ganze Drüsenkörper über die Oberfläche des Organs gewissermassen hinausgedrängt (*C*), und indem sich schliesslich das secernirende Gewebe auflöst, entsteht eine von Schleim und ätherischen Oeltropfen erfüllte Höhlung, die nur von der Fortsetzung der Epidermis umgeben ist. — Den Drüsen in ihrer Entstehung ähnlich sind die Gummigänge und Gummibeulen kranker Pflaumen; in ihnen fand Grigorieff vorwiegend den Weichbast der die Fruchtpulpa durchziehenden Fibrovasalstränge als Sitz der Gummibildung; die Zellwände lösen sich nach vorgängiger Quellung auf, wodurch unbestimmt begrenzte, mit Gummi erfüllte Höhlen

entstehen, die ihren Inhalt zuweilen, bei gesteigerter Gummosis, durch das Fruchtfleisch nach aussen ergiessen.

Während die Zellfusionen durch Verschmelzung von vorher durch Scheidewände getrennten Zellen entstehen, bilden sich die canalartigen Behälter secernirter Stoffe bei sehr vielen Pflanzen dadurch, dass zunächst Zellen, welche vorher durch ihre Scheidewände verbunden waren, auseinanderweichen, in der bei Fig. 66 beschriebenen Weise einen Intercellularraum bilden, in welchem sich das Secret der ihn einschliessenden Zellen ergiesst. So entstehen je nach der Natur des Secrets Harz- (Terpenthin-)gänge (z. B. bei den meisten Coniferen und Terebinthaceen), Gummigänge (bei den Cycadeen), Gänge mit Gemengen von Gummi und Harz (bei den Umbelliferen, Araliaceen) oder Milchgänge (bei Alisma Plantago unter der Epidermis der Blattstiele vor den Gefässbündeln; bei Rhus), Gänge mit verschiedenen, oft gefärbten ätherischen Oelen (bei den Compositen). Aehnliche Secretionscanäle[1] finden sich ferner bei den Clusiaceen (der Inhalt derer von Garcinia Morella liefert das Gummi gutti) und Pittosporeen; unter den Monocotylen kommen sie ausser bei den schon genannten Alismaceen auch bei den Aroideen vor, unter den Farnen werden sie bei Marattia und Angiopteris angegeben und nach Hegelmayer sollen sie sich auch bei manchen Lycopodien (L. inundatum, alopecuroides, annotinum) finden. — Gewöhnlich besitzen die mit Secretionscanälen versehenen Pflanzen keine Milchsaftgefässe; doch kommen sie gleichzeitig mit diesen vor bei manchen Cichoriaceen (Scolymus), Cinareen (Cirsium, Lappa) und bei manchen Aroideen (Philodendron); sie sind dann auf verschiedene Gewebesysteme vertheilt; so kommen die Milchgefässe der Philodendren im Phloëm der Fibrovasalstränge, die Secretionscanäle im Grundgewebe vor; ebenso verlaufen die Milchgefässe bei Scolymus, Cirsium u. a. im Phloem, die Secretionscanäle im Grundgewebe der Rinde[2]. — Wo die Secretionscanäle allein auftreten, können sie ausschliesslich dem Grundgewebe der primären Rinde (Tagetes patula nach Van Tieghem), oder ausschliesslich dem Phloem (Stamm von Pittosporum Tabira nach Van Tieghem) oder auch beiden Gewebesystemen gleichzeitig angehören (Umbelliferen); bei den Coniferen finden sie sich in der primären Rinde und im Mark, aber auch im Phloëm und im Holzkörper. Wo sie im secundären, aus dem Cambium entstehenden Phloem auftreten, können die Secretionscanäle in concentrischen Schichten wiederholt mit anderen Elementen des Weichbastes erzeugt werden (wie bei Cussonia, Umbelliferen u. a.).

Die einfachsten Formen der Secretionscanäle kommen dadurch zu Stande, dass drei, häufiger vier Längsreihen von secernirenden Zellen soweit auseinander weichen, um einen engen Intercellulargang zu bilden, den sie mit ihrem Excret erfüllen, wie z. B. in den Wurzeln der Compositen, wo derartige enge Canäle in der verdoppelten Gefässbündelscheide gruppenweise in bestimmter Beziehung zum Bau des axilen Stranges entstehen. Erfährt das die Secretionscanäle umgebende Gewebe ein ausgiebiges Dicken- und Breitenwachsthum, so erweitern sich die anfangs engen Intercellulargänge sehr beträchtlich (Fig. 66), indem die sie umgebenden secernirenden Zellen sich ebenfalls ausdehnen, sich radial und tangential (bezüglich des Centrums des Canals) theilen und so eine ein- bis mehrschichtige characteristisch geformte Gewebeschicht um den Canal bilden, deren Zellen durch einen grumösen, mit Oel- und Harztropfen durchstreuten Inhalt, durch meist dünne und nicht verholzte Wände ausgezeichnet sind. — Wo das den Secretionsapparat umgebende Gewebe eine Erweiterung nicht gestattet, da unterbleibt zuweilen die Bildung des Canals (Intercellularganges) gänzlich, die secernirenden Zellen behalten ihr Excret in sich und bilden statt eines Secretionscanals drüsenähnliche Gruppen (Fig. 78 *A*, *D*).

1) Vergl. besonders: Ph. van Tieghem: les canaux sécréteurs des plantes. Ann. des sc. nat. 5e Série T. XVI 1872; ferner Müller Jahrb. f. wiss. Bot. V p. 387. — Thomas ibidem IV p. 48—60.

2) Van Tieghem in der französ. Uebers. der 3. Aufl. des vorliegenden Buchs. p. 158.

Die Secretionscanale ähneln den Milchgefässen darin, dass sie wie diese als lange Canäle vorwiegend der Längsrichtung der Organe folgen, auch da, wo sie nicht in den Fibrovasalsträngen liegen, und die Pflanze gewöhnlich in allen ihren Theilen durchsetzen, doch können einzelne Organe, zumal der Blüthe und Frucht, frei von ihnen bleiben. Werden Organe, zumal Stämme, welche reich an Secretionscanälen sind, verwundet, die Canäle also

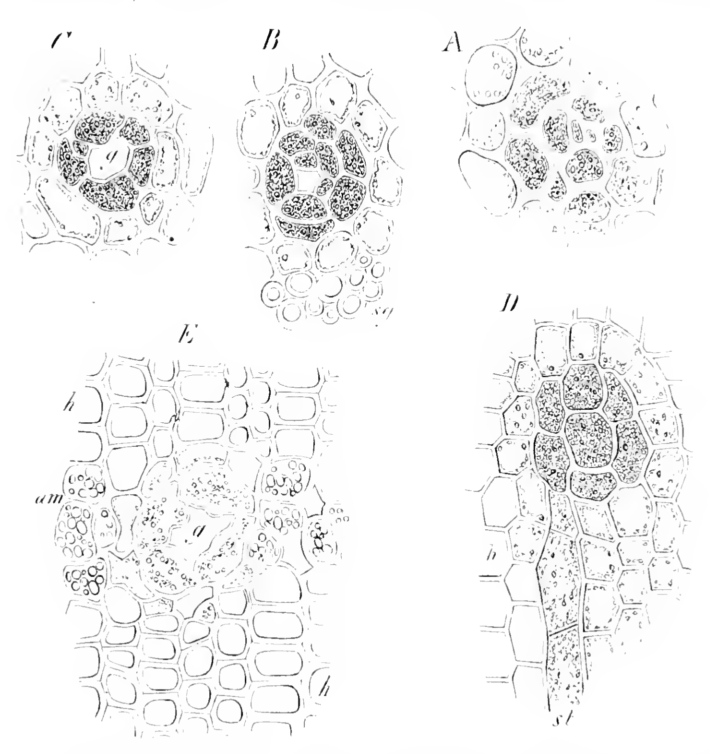



Fig. 78. Querschnitte von Harzgängen (*g*) an der Basis eines diesjährigen Zweiges von Pinus sylvestris (550). *A*, *B*, *C* im Umfang des Markes liegende Gänge (*sg* Spiralgefässe eines Fibrovasalstranges); bei *A* ist es nicht zur Bildung eines Ganges gekommen, die zu seiner Bildung bestimmten Haarzellen sind aber da, ihre Wände erweicht. — *D* Holzzellen (*h*) eine Gruppe von Harzzellen umfassend, die keinen Gang bilden (*sl* ein Markstrahl); *E* Holztheil einen Harzgang (*g*) enthaltend; neben diesen stärkeführenden Holzzellen (*am*), welche eine tangential von einem Gang zum andern hinziehende Zone im Holze bilden.

geöffnet, so dringt der Inhalt, ähnlich wie der Milchsaft, getrieben durch den Druck, den die Gewebemassen auf einander ausüben, hervor, um sich an der Wunde zu sammeln, anzuhäufen und schliesslich fest zu werden, worauf die Gewinnung der Harze (z. B. des Tannen- und Kiefernharzes, des Mastix, Sandarak u. a.) ähnlich wie die Gewinnung der eingetrockneten Milchsäfte (z. B. des Euphorbium, Lactucariums, Opiums) beruht.

§ 15. Das Hautgewebe[1]). Eine Differenzirung von Hautgewebe und innerem Grundgewebe kann selbstverständlich nur an Pflanzen und Pflanzentheilen hervortreten, welche aus einer körperlichen Gewebemasse bestehen: im Allgemeinen ist der Gegensatz beider um so deutlicher, je mehr der betreffende Pflanzentheil der Luft und dem Licht ausgesetzt ist, während unterirdische und

1) Durch die Einführung des Begriffes der Hautgewebe in der allgemeinen Fassung, wie ich ihn hier geltend mache, wird, wie ich glaube, einem wirklichen Bedürfniss der Histologie abgeholfen. Jedenfalls wird so eine Reihe histologischer Thatsachen, die bisher vereinzelt aufgeführt wurden, unter einen gemeinsamen und höheren Gesichtspunct gebracht.

submerse Theile ihn in geringerem Grade zeigen, auch ist gewöhnlich bei den zu längerer Lebensdauer bestimmten die Hautbildung eine vollkommenere. Der Unterschied von Haut und Grundgewebe kann nur dadurch hergestellt werden, dass die äusserlichen Zellenschichten bei sonst gleichem morphologischem Charakter nur durch die Dicke und Festigkeit ihrer Zellhäute sich auszeichnen, dabei meist kleiner sind als die tiefer nach innen liegenden; in diesem Falle pflegt eine scharfe Grenze beider Gewebe nicht hervorzutreten, die genannten Unterschiede machen sich nach und nach zunehmend geltend, je mehr die Zellschichten sich der Oberfläche nähern; so ist es unter den Algen gewöhnlich bei den Fucaceen und grösseren Florideen, so bei vielen Flechten und den Fruchtkörpern der Pilze: selbst am Stamm der Laubmoose ist die Hautbildung oft nur in dieser Weise angedeutet. — Eine weitere Ausbildung des Gegensatzes zwischen Haut und innerem Gewebe tritt dann hervor, wenn nicht nur eine scharfe Grenze zwischen beiden liegt, sondern auch eine wesentlich andere morphologische Ausbildung das Hautgewebe von dem inneren unterscheidet. Bei den Moosfrüchten und anderen Gefässpflanzen ist wenigstens e i n e äussere Zellschicht als Hautgewebe in diesem Sinne zu unterscheiden, sie wird hier Epidermis genannt. An den echten Wurzeln und manchen wurzelähnlichen unterirdischen Stammtheilen, sowie bei vielen submersen Pflanzen überhaupt, ist sie nur wenig verschieden von dem darunter liegenden Gewebe: bei den meisten Stammtheilen und Blättern aber zeigt sie eine ganz besondere Ausbildung ihrer Zellen, dazu kommen die Spaltöffnungen und Haarbildungen der mannigfaltigsten Art. — Bei manchen Blättern und Stengeltheilen erleidet die Epidermis, nachdem sie bereits als eigenartiges Gewebe kenntlich geworden ist, ziemlich spät, während oder nach dem Knospenzustand der betreffenden Organe, Zelltheilungen, durch welche sie zwei- oder mehrschichtig wird. Von dieser »mehrfachen oder mehrschichtigen Epidermis« (Pfitzer l. c. p. 53) können zweckmässig durch den Namen Hypoderma solche Gewebeschichten unterschieden werden, welche sehr häufig unter der einfachen, seltener unter der mehrschichtigen Epidermis liegen und physiologisch als eine Verstärkung des Hautgewebes fungiren, ohne aber genetisch demselben anzugehören, während sie sich von dem tiefer liegenden Grundgewebe auffallend unterscheiden, obgleich sie der Entwickelung nach ein Theil desselben ist. Dieses Hypoderma besteht häufig aus Schichten oder Strängen dickwandiger, sclerenchymatischer Zellen, zuweilen selbst aus bastähnlichen Fasern; bei den Phanerogamen, zumal den Dicotylen ist das Hypoderma häufig als Collenchym ausgebildet, dessen Zellwände an den Längskanten, wo je drei oder vier zusammentreffen, stark verdickt und in hohem Grade quellungsfähig sind (Fig. 21 *B*).

Bei langlebigen und mit starkem Dickenwachsthum begabten Pflanzentheilen gewinnt das Hautsystem eine weitere Ausbildung durch die Entstehung des K o r k e s; er entsteht durch nachträglich, oft sehr spät eintretende Zelltheilung in der Epidermis selbst oder in den darunter liegenden Gewebeschichten und durch Verkorkung der neu entstehenden Zellen. Sehr häufig ist die Korkbildung eine sich beständig oder mit Unterbrechung wiederholende, und wenn dies am ganzen Umfang gleichmässig geschieht, so entsteht eine geschichtete Korkhülle, das Periderm, welches die unterdessen gewöhnlich zerstörte Epidermis ersetzt und als Schutzmittel an Wirksamkeit übertrifft. Nicht selten greift aber die Korkbildung viel tiefer ein; es entstehen Korklamellen tief innerhalb des in die Dicke wach-

senden Stammes, es werden Theile des Grundgewebes und der Fibrovasalstränge oder der später aus ihnen hervorgehenden Gewebemassen so zu sagen herausgeschnitten durch Korklamellen; da Alles, was ausserhalb einer solchen liegt, abstirbt und vertrocknet, so sammelt sich endlich eine peripherische Schicht vertrockneter Gewebemassen an, welche ihrer Form und ihrem Ursprung nach sehr verschieden sind; dieses an Nadelhölzern und vielen dicotylen Bäumen häufige Gebilde ist die **Borke**, das complicirteste Hautgebilde im Pflanzenreich.

a) Die Hautbildung der Thallophyten beschränkt sich meist darauf, dass die Zellen des Grundgewebes, je weiter nach aussen, desto fester und kleiner werden, häufig nehmen die Zellwände dunkle Färbungen an; so die äusseren Schichten des Rindengewebes vieler Flechten, die äusseren Schichten der Peridie bei Gastromyceten und Pyrenomyceten; am Hut mancher Hymenomyceten lässt sich die Hautschicht in grossen Stücken abziehen (Fig. 79). Bei geringer Ausbildung des Unterschieds von Rinde und Mark bei jenen Thallo-

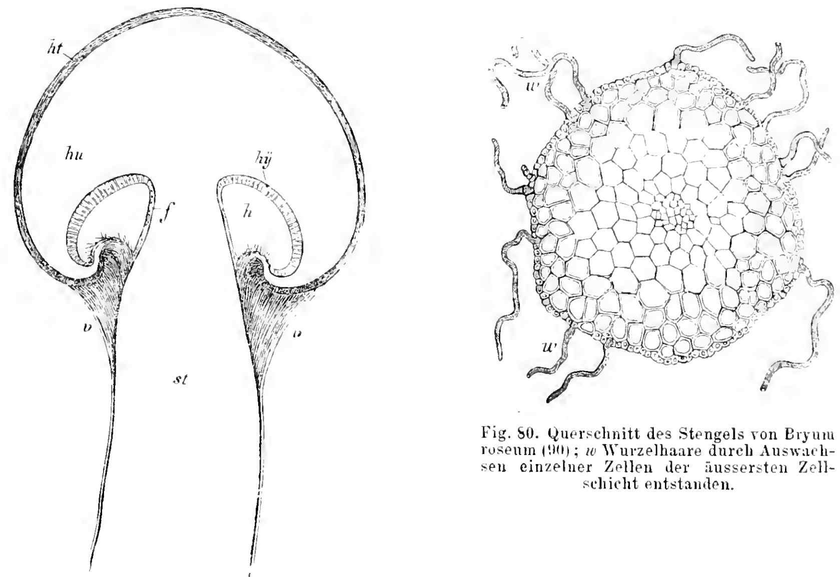



Fig. 80. Querschnitt des Stengels von Bryum roseum (90); *w* Wurzelhaare durch Auswachsen einzelner Zellen der äussersten Zellschicht entstanden.

Fig. 79. Fruchtkörper von Boletus flavidus im Längsschnitt, wenig vergrösert: *st* Stiel, *hu* Hut, *hy* Hymenium; *v* Velum; *h* der Hohlraum unter dem Hymenium; *f* Fortsetzung der Hymeniumschicht auf dem Stiel; — *ht* die abziehbare gelbe Haut des Hutes.

phyten kann es zweifelhaft erscheinen, ob man das äussere Gewebe als Rinde oder als Haut bezeichnen soll; bei grösserer Dicke des Rindengewebes aber ist die Haut von diesem meist zu unterscheiden. So wie bei höheren Pflanzen ist auch bei den Thallophyten die äusserste Zellschicht zur Bildung von Haaren geneigt.

Die Muscineen (Lebermoose, Sumpfmoose, Laubmoose) zeigen bezüglich der Hautbildung eine grosse Mannigfaltigkeit; während bei manchen anderen Lebermoosen kaum Andeutungen einer solchen vorkommen, tritt in der Gruppe der Marchantieen (Fig. 65) plötzlich eine vollständig entwickelte Epidermis mit Spaltöffnungen auf. Bei den Laubmoosen beschränkt sich die Hautbildung am belaubten Stengel darauf, dass die Zellen nach aussen hin enger und dickwandiger werden, dass ihre Wände tiefer roth gefärbt sind; die äusserste Schicht erzeugt oft zahlreiche lange Wurzelhaare (Fig. 80). — Bei den Sumpfmoosen (Sphagnum) dagegen nimmt eine äussere Zellschicht des Stammes oder 2—4 solche einen ganz abweichenden Charakter an; diese Zellen (*e* in Fig. 81) haben dünne farblose Wände,

sie sind viel weiter als die des inneren Gewebes; die Wandungen zeigen zuweilen dunne, schraubig verlaufende Verdickungsbander und sind nach aussen durch grosse Löcher geoffnet, ebenso unter einander durch solche (*l*) in Communication. Im ausgebildeten Zustand enthalten sie nur Luft oder Wasser, welches in ihnen, als in einem sehr wirksamen Capillarapparat emporsteigt. Innerhalb dieses Hautgewebes ist der Stamm dem der Laubmoose ahnlich; die Zellen werden nach aussen immer enger, dickwandiger, dunkler gefarbt. — Eine ahnliche Hautschicht und zu ahnlichen hygroskopischen Zwecken findet sich auf den Luftwurzeln der Orchideen und mancher Aroideen.

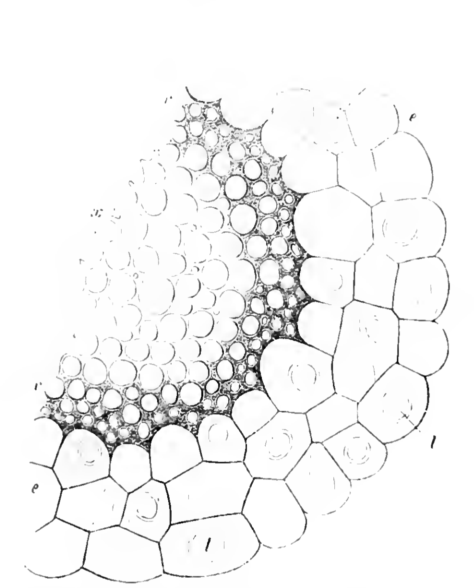


Fig. 81. Querschnitt des Stammes von Sphagnum cymbifolium (900); *x* innere Zellen mit farblosen weichen Wänden; *p* Rindenzellen, nach aussen immer enger und dickwandiger werdend; *e e* die Hautschicht; *l* Löcher, durch welche die übereinander stehenden Zellen derselben communiciren.

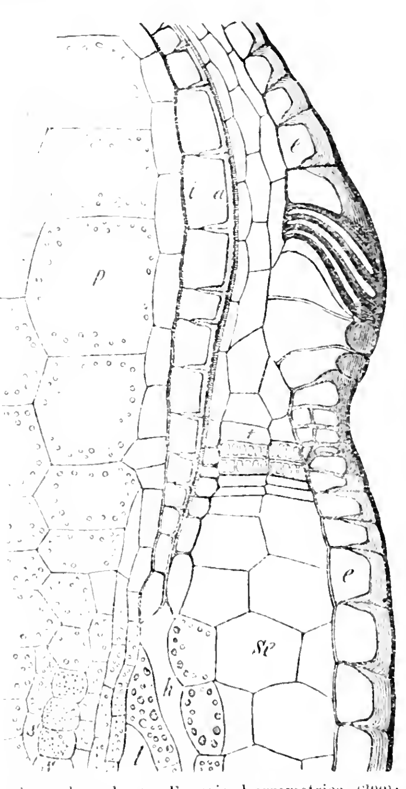


Fig. 82. Stück eines radialen Längsschnittes durch die Sporenkapsel von Funaria hygrometrica (300); *e* Epidermis, der dicke schwarze Strich im Umfang derselben ist die Cuticula (weitere Erklärung der Fig. s. II. Buch).

Wie bei den Laubmoosen die Gewebebildung überhaupt eine grössere Vollkommenheit in der Sporenfrucht erreicht, so auch bezüglich der Hautbildung; das mannigfach differenzirte innere Gewebe der Kapsel ist von einer hoch ausgebildeten echten **Epidermis** (zuweilen mit Spaltöffnungen) umgeben (Fig. 82).

b) **Die Epidermis**[1]). Bei den Gefässpflanzen besteht das Hautgewebe gewöhnlich nur aus einer einzigen, oberflächlichen Zellenschicht, der **Epidermis**; ihrer **ersten Anlage** nach ist sie sogar immer einschichtig; doch wird sie zuweilen durch ziemlich spät während

1) H. v. Mohl: verm. Schriften bot. Inhalts. Tübingen 1845, p. 260. — F. Cohn: de Cuticula. Vratislaviae 1850. — Leitgeb: Denkschriften der Wiener Akad. 1865, XXIV, p. 253. — Nicolai: Schriften der phys.-okonom. Gesellsch. Königsberg 1865, p. 73. — Thomas: Jahrb. f. wiss. Bot. IV, p. 33. — Kraus: ebenda IV, p. 305 und V, p. 83. — Pfitzer: ebenda VII, p. 561, VIII, p. 47. — De Bary: bot. Zeitg. 1871, No. 9—11, No. 34—37.

oder nach dem Knospenzustand der betreffenden Organe eintretende Theilungen parallel der Oberfläche in zwei oder mehr Schichten gespalten; in solchen Fällen wollen wir die äussere als die eigentliche Epidermis von den unter ihr liegenden als den Verstärkungsschichten unterscheiden, diese letzteren bestehen gewöhnlich aus dünnwandigen, grossen Zellen mit wasserklarem Inhalt, weshalb sie Pfitzer auch als Wassergewebe bezeichnet. Derartige mehrschichtige Epidermen finden sich an den Blättern der meisten Ficusarten, den Stengeln und Blättern vieler Piperaceen, den Blättern der Begonien. Auch an den Wurzeln mancher Crinumarten spaltet sich die anfangs einfache Epidermis in mehrere Schichten, viel auffallender ist dies aber bei den Luftwurzeln der Orchideen und Aroideen, wo die betreffenden Zellschichten später ihren saftigen Inhalt verlieren und als lufthaltige Wurzelhülle (velamen) den Körper der Wurzel umgeben. — Von den aus der ursprünglich einfachen Epidermisschicht durch Theilung entstandenen Verstärkungsschichten ist das Hypoderma durch seine Entwickelung verschieden, da es aus den von der echten und einfachen Epidermis bedeckten Schichten des Grundgewebes entsteht. Die Zellen des Hypoderma können sich ebenfalls als Wassergewebe im obigen Sinne und oft zu enormer Dicke entwickeln, wie bei manchen Tradescantien und vielen Bromeliaceen; häufiger tritt es in Form von sehr dickwandigen, oft sclerenchymatischen Zellschichten auf, deren Entstehung aus dem Grundgewebe, nicht aus der Epidermis, wenigstens für Ephedra und Elegia erwiesen, für andere Fälle sehr wahrscheinlich ist. Während dieses sclerenchymatische Hypoderma bei Gefässkryptogamen (z. B. Equiseten, Farne) und in den Blättern der Gymnospermen vorwiegend verbreitet ist, findet sich in den Blattstielen und saftigen Stengeln der Angiospermen, zumal der Dicotylen, sehr häufig eine dritte Form, das Collenchym, dessen meist enge, aber lange Zellen dadurch auffallend ausgezeichnet sind, dass ihre Verdickungsmassen sich in den einspringenden Winkeln der Längskanten oft sehr mächtig ablagern und in Wasser oder stärkeren Quellungsmitteln sehr quellbar sind (Fig. 21 *B*). Die Entstehung des Collenchyms aus dem Grundgewebe, also nicht aus der Epidermis, ist zwar nur für Evonymus latifolius, Peperomia, Nerium und Ilex beobachtet, aber auch für die übrigen Fälle wahrscheinlich.

Wenn im Folgenden der Ausdruck Epidermis ohne weitere Bemerkung gebraucht wird, so ist darunter immer die gewöhnliche einfache oder die äussere Schicht der mehrschichtigen zu verstehen.

Die Zellen der Epidermis, ebenso die der Verstärkungsschichten und des Hypoderma, schliessen allseitig zusammen, Intercellularräume bilden sich nur zwischen den Schliesszellen der Spaltöffnungen, durch welche die Zwischenzellräume des Grundgewebes mit der umgebenden Luft communiciren. Dieser interstitienlose Zusammenhang ist zuweilen das einzige auszeichnende Merkmal der Epidermis, wie bei den untergetauchten Hydrilleen, Ceratophyllum u. a.; in anderen Fällen kommt noch die Haarbildung dazu, wie bei den meisten Wurzeln, wo die Zellen der Epidermis denen des Grundgewebes an Inhalt und Wandbeschaffenheit sonst gleich sind. Gewöhnlich ist aber an Stammtheilen und Blattgebilden die Epidermis frei von Chlorophyll, Stärke, überhaupt körnigem Inhalt, bei den Farnen und den genannten Wasserpflanzen, wohl auch in anderen Fällen enthalten aber auch die Epidermiszellen Chlorophyllkörner; nicht selten ist der sonst farblose Zellsaft von einem rothen Saft tingirt.

Die Form der Epidermiszellen ist an Organen mit vorwiegender Längenentwickelung, wie Wurzeln, langen Internodien und Blättern von Monocotylen, meist longitudinal gestreckt, bei Blättern mit breiter Fläche meist breit tafelförmig; in beiden Fällen sind die Seitenwände oft wellenartig ausgeschweift, so dass die benachbarten Zellen in einander eingreifen.

Die äusserste Hautlamelle der Epidermiszellen ist immer cuticularisirt und meist in dem Grade, dass Zellstoff in derselben nicht oder nur schwierig nachzuweisen ist; diese echte Cuticula läuft ununterbrochen über die Zellengrenzen hin und ist gegen die tieferliegenden Hautschichten scharf abgesetzt. Mit Jodpräparaten mit und ohne Zusatz von

Schwefelsäure färbt sich die Cuticula gelb bis gelbbraun, sie ist auch in concentrirter Schwefelsäure unlöslich, löslich dagegen in kochender Kalilauge. An submersen Organen und Wurzeln ist sie sehr dünn, unmittelbar kaum zu sehen, aber durch Jod und Schwefelsäure sichtbar zu machen. Viel dicker ist die echte Cuticula an oberirdischen Stämmen und Blättern, sie kann hier durch Fäulniss oder Auflösung der darunter liegenden Zellen in concentrirter Schwefelsäure selbst in umfangreichen Lamellen dargestellt werden. In vielen Fällen, und besonders bei kräftigen Blättern und Internodien, ist die unter der Cuticula liegende Wandseite der Epidermiszellen stark, oft ausserordentlich stark verdickt, während die Innenwände dünn bleiben, die Seitenwände sind nach aussen hin meist stark verdickt, um sich nach innen plötzlich zu verdünnen. Die dicken Wandtheile sind meist in wenigstens zwei Schalen differenzirt, eine innerste, das Zellenlumen unmittelbar umgebende, dünne Schale zeigt die Reactionen des reinen Zellstoffs, während die zwischen ihm und der Cuticula liegenden Hautschichten mehr oder weniger cuticularisirt sind, um so mehr, je näher sie der Cuticula liegen. Nicht selten ziehen sich diese Cuticularschichten in den dicken Theil der Seitenwände hinab, wo sich dann zuweilen die Mittellamelle wie die echte Cuticula verhält, an welche sie sich aussen ansetzt. — Gleich der Cuticula isolirter Zellen (Pollenkörner, Sporen) hat auch die der Epidermis die Neigung, nach aussen hin vorspringende Buckeln, Knötchen, Leisten u. dgl. zu bilden, sie bleiben aber fast immer sehr niedrig und werden am besten in der Flächenansicht gesehen, so z. B. bei vielen zarten Blumenblättern (vergl. § 4. e).

Nach neuen Untersuchungen De Bary's sind in der Substanz der Cuticularschichten der Epidermis Wachspartikeln eingelagert, die auf Schnitten nicht ohne Weiteres gesehen werden, aber in Form von Tröpfchen sich ausscheiden, wenn man jene bis etwa 100°C. erwärmt. Dieser Wachsgehalt (oft verbunden mit Harz) ist eine der Ursachen, welche die oberirdischen Pflanzentheile vor der Benetzung des Wassers schützen. Sehr häufig aber tritt das Wachs in noch unbekannter Weise über die Cuticula hervor und lagert sich hier in verschiedenen Formen ab, welche als sogen. Reif an Früchten und manchen Blättern, oder als continuirliche glänzende Ueberzüge auftreten, die sich nach dem Abwischen an jüngeren Organen wieder ersetzen, bei reifen Früchten von Benincasa cerifera (der Wachsgurke) sogar lange nach der Reife wieder erscheinen. — De Bary unterscheidet vier Hauptformen dieser Wachsüberzüge: der leicht abwischbare Reif oder Duft besteht aus kleinen Körperchen von zweierlei Form 1) aus Haufen zarter Stäbchen, Nädelchen; z. B. die weissbestaubten Eucalypten, Acacien, viele Gräser u. a., oder Körnchen in mehreren Schichten gehäuft, wie bei Kleinia ficoides und Ricinus communis; dies sind die gehäuften Wachsüberzüge. 2) Einfache Körnerüberzüge bestehen aus vereinzelten oder einander in einer Schicht berührenden Körnchen; dies ist die häufigste Form, z. B. Iris pallida, Allium cepa, Brassica oleracea u. a. 3) Stäbchenüberzüge aus dünnen, langen, oben gekrümmten, selbst lockenförmigen stabartigen Körperchen, die senkrecht auf der Cuticula stehen, gebildet; z. B. Heliconia farinosa und andere Musaceen, Cannaceen, Saccharum, Benincasa cerifera, Blätter von Cotyledon orbicularis. 4) Membranähnliche Wachsschichten oder Krusten, a) als spröde Glasur bei Sempervivum, Euphorbia caput Medusae, Thuja occid.; b) dünne Blättchen Cereus alatus, Opuntia, Portulaca oleracea, Taxus baccata; c) dicke zusammenhängende Wachskrusten, die zuweilen einen feineren inneren Bau, der Streifung und Schichtung der Zellhaut ähnlich, erkennen lassen: Euphorbia canariensis, Früchte von Myricaarten, Stengel von Panicum turgidum; auf dem Stamm der peruanischen Wachspalmen, besonders von Ceroxylon andicola, erreichen diese Krusten selbst 5 Millimet. Dicke, dünner, aber ähnlich gebaut sind die am Stamme von Chamaedorea Schiedeana. Nach Wiesner (bot. Zeitg. 1871, p. 771) bestehen diese Wachsplatten aus senkrecht neben einander stehenden, das Licht doppelt brechenden, vierseitigen Prismen.

**Die Haare**[1]) sind Producte der Epidermis; sie entstehen durch Auswachsen einzelner

1) A. Weiss: die Pflanzenhaare im IV. u. V. Heft der botan. Untersuchungen aus dem

Epidermiszellen und sind bei den meisten Pflanzen in grosser Zahl vorhanden; wenn sie einem Pflanzentheil fehlen, so wird er kahl oder nackt genannt. Ihre Form ist ausserordentlich mannigfaltig. Die erste Andeutung der Haarbildung liegt in den papillenartigen Ausstülpungen der Epidermis vieler Blumenblätter, denen diese ihr sammtartiges Aussehen verdanken; zu den einfachsten Formen gehören auch die Wurzelhaare, die aus der Epidermis echter Wurzeln oder unterirdischer Stämme (Pteris aquilina, Equiseten u. a.) hervorwachsen; es sind dünnwandige schlauchförmige Ausstülpungen der Epidermiszellen, welche durch Spitzenwachsthum sich verlängern und nur ausnahmsweise sich verzweigen (so z. B. zuweilen bei Brassica Napus); bei den Gefässkryptogamen färbt sich ihre Wand gern braunroth; meist sind sie von kurzer Lebensdauer und verschwinden nach dem Absterben bis auf die letzte Spur. — Aehnlich verhalten sich die Wollhaare, welche frühzeitig an den noch in den Knospen befindlichen Blättern und Internodien der Gefässpflanzen, zumal der Dicotylen, entstehen. Bei der Entfaltung dieser Organe gehen sie häufig ebenfalls zu Grunde, sie fallen ab; so z. B. bei Aesculus Hipponastanum, Rhododendron, Aralia papyrifera, wo sie einen leicht abwischbaren Filz auf den frisch entfalteten Blättern bilden; in anderen Fällen bleiben sie als wolliger Ueberzug, zumal der Blattunterseiten, erhalten. — Bei den Stachelhaaren ist die Wand meist dicker und verkieselt, hart; sie sind kürzer als die Wollhaare

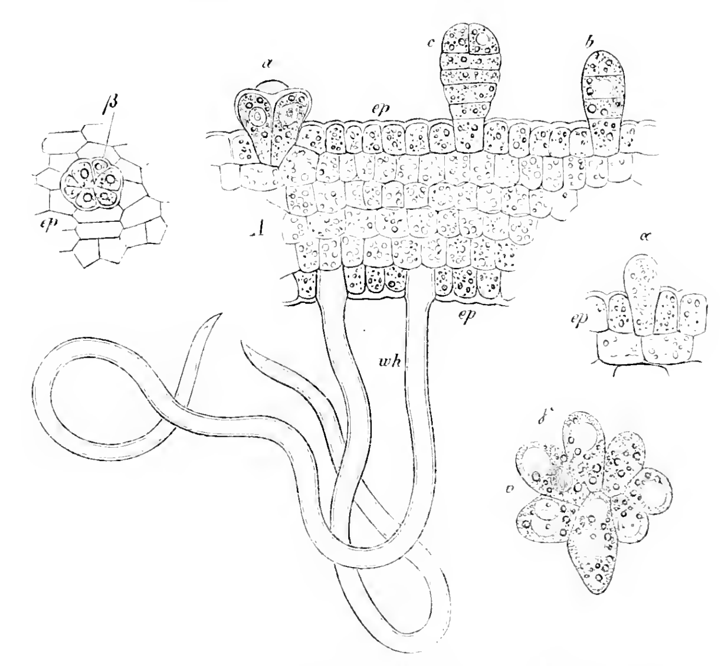



Fig. 83. Entwickelung der Haare auf dem Kelch einer Blüthenknospe von Althaea rosea (300); *wh* in *A* Wollhaare der Innenseite; *b* und *c* Drüsenhaare in verschiedenen Entwickelungszuständen, bei *α* (rechts) erste Anlage eines Drüsenhaares; *ep* bedeutet überall die (noch junge) Epidermis. Die Figuren *α* in *A*, dann *β* (links) und *γ* (rechts unten) zeigen die ersten Entwickelungszustände der Sternhaare (besser Haarbüschel), deren spätere Zustände in Fig. 12 zu vergleichen sind; in *A α* ist das Haar im Längsschnitt, in *β* und *γ* in der Ansicht von oben gezeichnet; die Zellen sind reich an Protoplasma, in diesem beginnt bei *γ* die Bildung von Vacuolen (*v*).

und oben zugespitzt, eine Querwand trennt meist die Ausstülpung von der Mutterzelle. — Treten an der freien Aussenwand einzelliger Haare zwei oder mehr Puncte mit gesteigertem Flächen- und Spitzenwachsthum auf, so entstehen verzweigte Formen mit continuirlichem

phys. Laborat. von Karsten 1867. — J. Hanstein: bot. Zeitg. 1868, p. 697 ff. — Rauter: zur Entwickelungsgesch. einiger Trichomgebilde. Wien 1871.

Lumen. — Die papillose Ausbuchtung der Epidermiszelle kann sich durch eine Querwand abtrennen, das Haar besteht dann aus einer in der Epidermis steckenden Basal- und einer freien Haarzelle (Anemia fraxinifolia); die abgetrennte Papille kann aber auch unter beträchtlichem Längenwachsthum sich durch mehr oder minder zahlreiche Querwände gliedern, so entstehen die Gliederhaare (z. B. an den Filamenten von Tradescantia); zuweilen bilden die Gliederzellen derselben seitliche Sprossungen, dadurch entstehen baumartig verzweigte Gebilde mit quirlig oder abwechselnd gestellten Aesten (z. B. Verbascum Thapsus, Nicandra physoloides). — Treten in den Gliederzellen des Haares Längstheilungen ein oder wächst das Haar durch eine Scheitelzelle fort, die nach zwei Seiten Segmente bildet, so entstehen flächenförmige ausgebreitete Haare; hierher gehören z. B. die sogen. Spreublättchen der Farne, welche zuweilen jüngere Blätter ganz bedecken. — Endlich können die Theilungen in dem jungen Haar so orientirt sein, dass dasselbe schliesslich einen Gewebekörper darstellt, der seinerseits wieder sehr verschiedene Formen annehmen kann, z. B. die pappusförmigen Haare von Hieracium aurantiacum und Azalea indica, die Köpfchenhaare von Korrea und Ribes sanguineum.

Nicht selten theilt sich die über die Epidermis hervorgetretene und durch eine Querwand abgetrennte Papille, indem sie sich scheibenförmig ausbreitet, durch senkrechte und radiale Wände so, dass das Köpfchen aus einer strahlig geordneten Scheibe zahlreicher Zellen besteht; so entstehen die schildförmigen Haare, z. B. bei Eleagnus, Pinguicula, Hippurus. — Haarbüschel entstehen, wenn die der Epidermis angehörige Mutterzelle des Haares frühzeitig in mehrere neben einander liegende Zellen zerfällt, deren jede nun selbstständig zu einem Haar auswächst, wie bei Fig. 83, welche durch Fig. 42 ergänzt wird.

Nicht selten entsteht unter dem Haar eine Wucherung des Parenchyms, welcher auch die Epidermis folgt; das Haar selbst ist dann von einer zapfenartigen Emergenz oder Protuberanz des Blattes oder Stengels getragen und dieser oft mit seinem unteren Theil tief eingepflanzt; so z. B. bei den Stachelhaaren (Brennhaaren) der Brennnessel; so sind auch die Stachelhaare (Klimmhaare) auf den 6 vorspringenden Kanten des Hopfenstengels mit einer grossen basalen Ausbuchtung einer protuberirenden Gewebemasse eingewachsen, während dieselbe Haarzelle nach zwei entgegengesetzten Richtungen in scharfe Spitzen auswächst. Solche zweispitzige einzellige Haare finden sich auch auf der Blattunterseite von Malpighia urens; sie sind 5—6 Millim. lang, spindelförmig, sehr dickwandig und mit ihrem mittleren Theil der Epidermis (ohne Protuberanz) eingewachsen; hier lösen sie sich leicht ab und bleiben in der Haut der das Blatt streifenden Hand strecken. (Weiteres über die Morphologie der Haare vergl. § 24).

Sehr häufig treten die Haare als Secretionsorgane auf: schon die erwähnten Brennhaare der Urticeen, mancher Loasen u. s. w. können als solche gelten, ebenso die cystolithenhaltigen kurzen Haare mancher Urticeen; vor Allen aber gehören hierher die Drüsenhaare. Sie bestehen aus einem Stiel und einem Köpfchen, welches entweder nur aus einer mit ätherischem Oel und Harz gefüllten Zelle besteht oder eine echte Drüse darstellt, indem die zahlreicheren Zellen, welche das Köpfchen bilden, sich auflösen, so dass nur die peripherische cuticularisirte Schicht als hohle Blase übrig bleibt, die nun das Secret umschliesst. Nicht selten schwitzt das riechende, ölige, klebrige Secret durch die Zellhaut hindurch und hebt die Cuticula blasenförmig ab, unter der es sich als klare Flüssigkeit ansammelt, während die es erzeugenden Zellen mehr oder minder schwinden, so bei Salvia, Cannabis, Humulus (letztere auf den Hüllblättern der weiblichen Blüthen). Einer sorgfältigen Arbeit Johannes Hanstein's [1]) verdanken wir die genaue Kenntniss der Drüsenhaare in den Laubknospen vieler Bäume, Stauden und Kräuter. Die Knospentheile sind durch eine gummiartige oder aus Gummischleim und Balsamtropfen gemischte Substanz verklebt, die er Blastocolla nennt,

1) Ueber die Organe der Harz- und Schleimabsonderung in den Laubknospen: Botan. Zeitg. 1868 No. 43 ff. Man vergl. die sehr instructiven Abbildungen daselbst. — Martinet: organes de sécrétion Ann. des sc. nat. 1872 T. XIV.

während er die Drüsenhaare, welche dieselben erzeugen, als Leimzotten (Colleteren) bezeichnet. Es sind dies vielzellige, kurzgestielte, aus einer Epidermiszelle entspringende Haare, die sich nach oben bandartig erweitern (Rumex), oder an einer Art Mittelrippe fächerförmig gestellte Zellen tragen (Cunonia, Coffea), oder auch sphärische keulige Köpfchen bilden (Ribes Sanguineum, Syringa vulgaris); bei Platanus acerifolia sind es verzweigte Zellreihen, die an einzelnen rundlichen Endzellen drusig werden. Die Colleteren erreichen ihre volle Ausbildung schon frühzeitig in der Knospe, wenn die Blattgebilde und Stengeltheile, aus denen sie entspringen, noch sehr jung sind und aus kaum differenzirtem Gewebe bestehen; besonders sind es die Hüllschuppen der Knospen (Aesculus), die in der Entwickelung den Blättern selbst vorauseilenden Stipulae (Cunonia, Viola, Prunus), die Blattscheiden (der Polygoneen), die jungen Laubblätter selbst (Ribes, Syringa), welche die Schleimzotten tragen. Das Secret der letzteren ist bei den Polygoneen ein wässeriger Gummischleim, bei den anderen ist dieser mit Balsam-(Harz-) Tropfen gemengt. Der Gummischleim entsteht überall durch Verschleimung einer unter der Cuticula der Schleimzotte liegenden Membranschicht (Collagenschicht), deren Substanz bei Wasserzutritt aufquellend, die Cuticula stellenweise in Form kleiner Blasen (Rumex) auftreibt oder sie in continuo als eine grosse Blase von der Zotte abhebt; endlich wird die Cuticula gesprengt und der Schleim tritt frei hervor, um die Knospentheile zu überziehen; die unverletzte innere Zellhautschicht kann ihrerseits nochmals eine Cuticula bilden, unter der sich abermals eine Collagenschicht aussondert, um das Spiel zu wiederholen. Wo zugleich Balsam abgesondert wird, ist derselbe schon im Inhalt der Zottenzellen kenntlich; er erscheint aber ausserhalb der Zellhaut als tropfenähnliche Einlagerung in dem Gummischleim, oder stellt auch die Hauptmasse des Secretes dar. — Nicht selten nimmt an diesen Vorgängen auch die junge Epidermis selbst zwischen den Colleteren Theil (Polygoneen, Cunonia) oder diese fehlen ganz und die Blastocolla wird ausschliesslich von der Epidermis erzeugt; so kommt z. B. der grünliche Balsam an den Knospenschuppen und Laubblättern der Pappeln zu Stande.

**Die Spaltöffnungen**[1]) fehlen der Epidermis echter Wurzeln immer, dagegen sind sie gewöhnlich auch an unterirdischen Axenorganen und Blättern vorhanden, selbst an un-

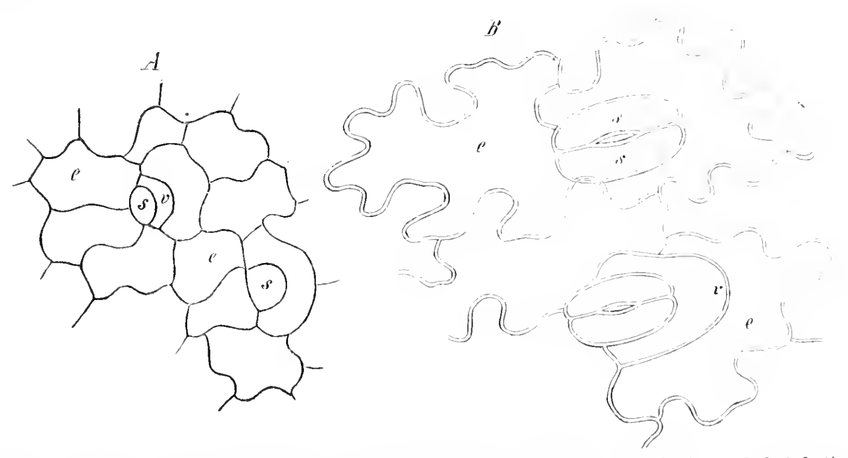



Fig. 84. Entwickelung der Spaltöffnungen von Pteris flabellata (Blattfläche). *A* sehr jung, *B* fast fertig. — *e* Epidermiszellen, *v* vorbereitende Zelle, *s* in *A* Mutterzelle der beiden Schliesszellen *s s* in *B*.

1) H. v. Mohl: verm. Schriften bot. Inhalts. Tübingen 1845, p. 245, p. 252. — Derselbe: botan. Zeitg. 1856, p. 701. — A. Weiss: Jahrb. f. wiss. Bot. IV. 1865, p. 125. — Czech: bot. Zeitg. 1865, p. 101. — Strasburger: Jahrb. f. wiss. Bot. V. 1866, p. 297. — E. Pfitzer: ebenda VII. 1870, p. 532. — J. Rauter: Mitth. des naturw. Vereins f. Steiermark 1870, Bd. II., Heft II. —

tergetauchten finden sie sich zuweilen (Borodin); in grösserer Menge aber bilden sie sich an den oberirdischen Internodien und Laubblättern, ohne indessen den Blumenblättern und Carpellblättern zu fehlen, selbst im Inneren der Fruchtknotenhöhle bilden sie sich (z. B. bei Ricinus); sie sind da am häufigsten, wo ein lebhafter Austausch der Gase zwischen der Pflanze und der umgebenden Luft stattfindet, denn sie sind physiologisch genommen nichts Anderes als die Ausgänge der Intercellularräume des inneren Gewebes, die sich stellenweise zwischen den Epidermiszellen nach aussen öffnen; nun wird dies jederzeit durch einen eigenthümlichen Bildungsvorgang in einer jüngeren Epidermiszelle vorbereitet. Da die Spaltöffnungen erst ziemlich spät während oder nach der Entfaltung der Internodien und Blätter entstehen, so ist ihre Anordnung zum Theil von der bereits erlangten Form der Epidermiszellen abhängig; sind diese nach einer Richtung langgestreckt und reihenweise geordnet (z. B. Equisetum, Stengel und Laubblätter vieler Monocotylen, Pinus), so erscheinen auch die Spaltöffnungen in Längsreihen geordnet (die Spalte in Richtung der Wachsthumsaxe liegend, die Schliesszellen rechts und links davon); sind die Epidermiszellen in der Flächenansicht unregelmässig, ausgeschweifft u. s. w., so ist die Lage der Spaltöffnungen eine mehr unbestimmte, scheinbar regellose. Die Zahl der Spaltöffnungen ist in der Epidermis chlorophyllhaltiger Organe gewöhnlich ausserordentlich gross; A. Weiss zählte auf einem Quadratmillimeter bei 54 untersuchten Arten 4—100 Spaltöffnungen, bei 38 Arten 100—200, bei 39 Arten 200—300, bei 9 Arten 400—500, bei 3 Arten 600—700 Oeffnungen. — Die Entstehung

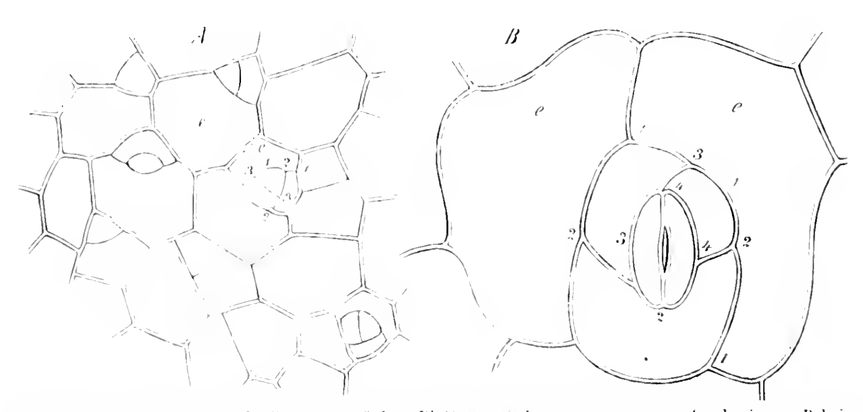



Fig. 85. Entwickelung der Spaltöffnungen auf dem Blatt von Sedum purpurascens. *A* sehr jung, *B* beinahe fertig. — *e e* Epidermiszellen; die Zahlen bezeichnen die Reihenfolge der vorbereitenden Theilungen.

der Spaltöffnungen findet immer in der Art statt, dass zunächst durch Theilung einer jungen Epidermiszelle, der zuweilen mehrere vorbereitende Theilungen in dieser vorausgehen, eine Mutterzelle gebildet wird, welche sich mehr oder weniger abzurunden sucht, und aus welcher die Schliesszellen der Spaltöffnung durch Theilung hervorgehen. Die Mannigfaltigkeit dieser Vorgänge bis zu dem Punct, wo die Spalte selbst entsteht, lässt sich kaum in kurzen Worten zusammenfassen; ich ziehe daher vor, einige Beispiele ausführlicher zu beschreiben. Eines der einfachsten bietet die Entwickelung der Spaltöffnungen auf dem Blatt von Hyacinthus orientalis, die wir bereits Fig. 61—64 an Querschnitten kennen gelernt haben. Die Vorbereitung zur Bildung der Spaltöffnung ist hier sehr einfach; es wird durch eine Querwand ein beinahe cubisches Stück von einer langen Epidermiszelle abgeschnitten; dies ist die Mutterzelle der Spaltöffnung. Sie theilt sich durch eine Längswand (d. h. durch eine in der

Borodin: bot. Zeitg. 1870, p. 841. — Hildebrand: ebenda p. 1. — Hildebrand: einige Beob. aus dem Gebiete der Pflanzenanatomie. Bonn 1861. — Prantl: Ergebnisse der neuern Unters. über Spaltöffnungen. Flora 1872.

Richtung der Wachsthumsaxe des Blattes liegende, senkrecht auf dessen Oberfläche stehende Wand) in zwei gleiche Zellen, welche, sich abrundend, fortwachsen. Die Art, wie die Spaltung der Scheidewand erfolgt, wurde schon bei Fig. 61—64 beschrieben und kann hier mit Hülfe der Flächenansichten in Fig. 84—86 leicht verstanden werden. — Bei Equisetum limosum zeigt sich unmittelbar nach Anlage der Mutterzellen der Spaltöffnungen ein ähnliches Bild wie in Fig. 61; die Mutterzelle erfährt aber in diesem Falle drei Theilungen, erst eine schief nach rechts, dann eine schief nach links, endlich wird die mittlere der so entstandenen Zellen durch eine senkrecht auf der Fläche des Internodiums stehende Wand halbirt. So entstehen 4 Zellen in einer Ebene, von denen die beiden äusseren starker wachsen, während die inneren abwärts gedrängt werden und unter jene zu liegen kommen; die Spaltöffnung erscheint daher im fertigen Zustand so, als ob sie nach dem Typus von Hyacinthus gebildet worden wäre, wobei jede Schliesszelle noch einmal in eine obere und eine

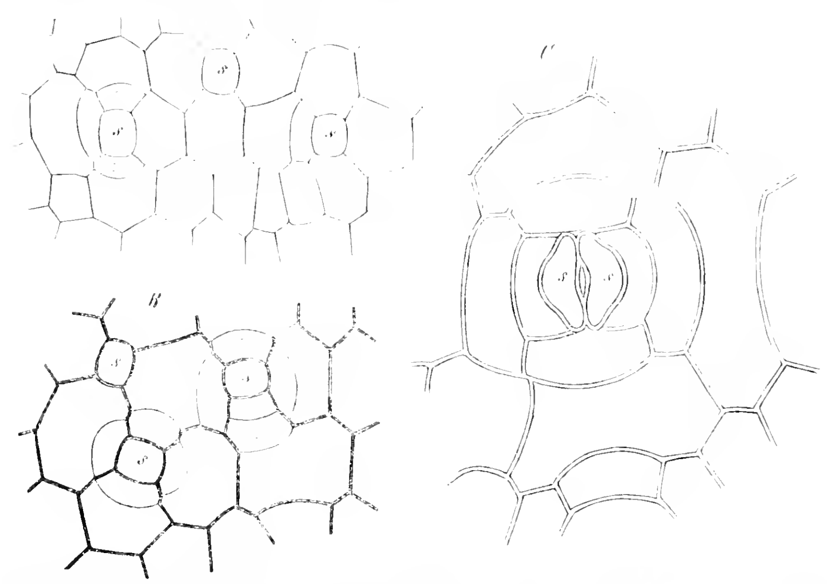



Fig. 86. Entwickelung der Spaltöffnungen auf dem Blatt von Commelyna coelestis. *A* sehr jung, *B* beinahe fertig. — *s s* in *A* und *B* die Mutterzelle der Spaltöffnung in *C* und *s s* die Schliesszellen — in *A* und *B* die Aufeinanderfolge der beigeordneten Zellen.

untere sich getheilt hätte, was nach Strasburger aber nicht der Fall ist; die zwei Paar Schliesszellen sind vielmehr ursprünglich in einer Ebene gelegen, und streng genommen ist nur die mittlere Zelle, welche durch eine senkrechte Wand getheilt wird, deren Spaltung den Porus liefert, als Mutterzelle der Spaltöffnung zu betrachten, während die beiden schiefen Theilungen, durch welche die beiden seitlichen, später oben liegenden Zellen gebildet werden, als blosse Vorbereitung zur Bildung der Mutterzelle zu betrachten sind. Derartige vorbereitende Theilungen finden bei vielen Dicotylen statt; eine der jungen Epidermiszellen wird zur Urmutterzelle des Spaltöffnungsapparates und theilt sich successive nach verschiedenen Richtungen durch Wände, welche senkrecht auf der Oberfläche stehen; schliesslich ist (Fig. 85) eine von mehreren so entstandenen Zellen umgebene Mutterzelle da, welche nun die beiden Schliesszellen bildet (so bei Crassulaceen, Begoniaceen, Cruciferen, Violarieen, Asperifolien, Solaneen, Papilionaceen). Bei anderen Pflanzen dagegen (besonders den Monocotylen) finden nach der Anlage der Spaltöffnungsmutterzelle, welche durch Theilung einer jungen Epidermiszelle erfolgt, auch beigeordnete Theilungen in den benachbarten Epidermiszellen statt, so dass die Spaltöffnung von einem Paar oder von zwei decussirten Paaren oder sonst wie von beigeordneten Zellen umgeben ist (Fig. 86), die ihrer Entstehung

und Ausbildung nach zur Spaltöffnung in Beziehung stehen (so bei Aloe soccotrina, Gramineen, Juncaceen, Cyperaceen, Alismaceen, Marantaceen, Proteaceen, Pothos crassinervia, Ficus elastica, Coniferen, Tradescantia zebrina). — Von besonderem Interesse bezüglich der Art der Zelltheilung ist die Entstehung der Spaltöffnungsmutterzelle bei den Plantagineen, Oenothereen, Sileneen, Centradenia und vielen Farnkräutern. Hier werden die Mutterzellen[1] in der Art erzeugt, dass aus der jungen, aber schon ziemlich umfangreichen Epidermiszelle an einer Seite ein kleines Stück durch eine U-förmig gebogene Wand herausgeschnitten wird, deren Convexität der Mitte der Epidermiszelle zugewendet ist, während ihre Ränder sich an eine Seitenwand derselben anlegen (Fig. 84). Nicht selten, zumal bei den Farnen (Asplenium bulbiferum, Pteris cretica, Cibotium Schiedei u. a.), werden auf diese Art aus der Epidermiszelle Vorbereitungszellen herausgeschnitten, bevor es zur Bildung der Spaltöffnungszelle kommt, aus welcher übrigens die Schliesszellen durch einfache Längstheilung hervorgehen.

Schon vermöge der U-förmigen Theilungswand, welche die Spaltöffnungsmutterzelle aus der Epidermiszelle herausschneidet, finden sich jene von dieser zur Hälfte oder mehr umschlossen, wenn man die Epidermis von der Fläche ansieht; bei manchen Farnen und Sileneen ist die Wand der Spaltöffnungsmutterzelle gleich anfangs so stark gekrümmt, dass

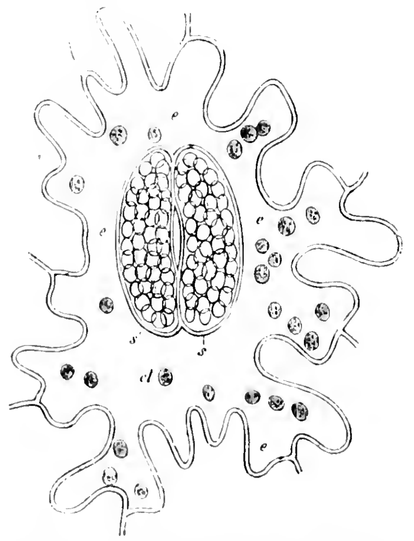


Fig. 87. Flächenansicht der Spaltöffnung von Aneimia fraxinifolia mit der sie umgebenden Epidermiszelle; e Epidermis; s s Schliesszellen.

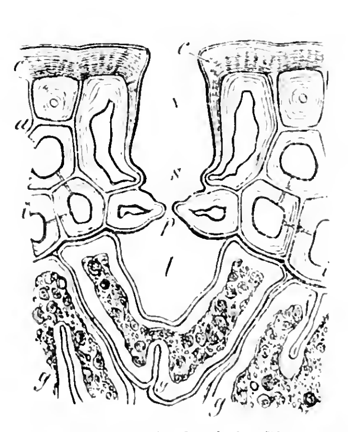


Fig. 88. Querschnitt durch das Blatt von Pinus Pinaster (800). s Schliesszellen der Spaltöffnung; p Porus derselben; v Vorhof, l Athemhöhle; c cuticularisirte Schichten der Epidermis; a Mittellamelle, i innere Verdickungsschichten der Zellen unter der Epidermis; g chlorophyllhaltiges Parenchym des Blattes.

sie nur mit einem schmalen Streifen die eine Seite der Oberhautzelle berührt; bei Aneimia villosa berührt sie diese nur noch an einem Puncte, die gebogene Scheidewand schliesst (von oben gesehen) ringförmig zusammen; bei Aneimia densa und fraxinifolia wird die Seitenwand der Oberhautzelle an keinem Puncte mehr von der Wand der Spaltöffnungsmutterzelle berührt[2]; diese hat bei ihrer Anlage die Form eines Hohlcylinders oder genauer eines abgestutzten Kegelmantels, dessen Grundflächen Theile der oberen und unteren Wand der Oberhautzelle sind; es wird also aus der letzteren eine Zelle herausgeschnitten wie ein

1) Strasburger nennt sie »Specialmutterzelle«; ich halte es für besser, diesen Ausdruck ganz zu verlassen, um so mehr, als seine frühere Einführung bei der Pollenbildung auf einer aufgegebenen Anschauung von der Zellhautbildung beruht (vergl. unsere Darstellung p. 33 u. 34).

2) Strasburger: Jahrb. f. wiss. Bot. VII, p. 393 und Rauter l. c.

Stück aus einem Kork durch den Korkbohrer; dieses herausgeschnittene Stück ist die Mutterzelle der Spaltöffnung, und so kommt die merkwürdige, in Fig. 87 versinnlichte Lagerung zu Stande, wo, wie man sieht, die beiden Schliesszellen von einer einzigen Oberhautzelle rings umschlossen sind. Aehnlich, aber complicirter, sind die Vorgänge nach Rauter bei Niphobolus Lingua.

Durch das fernere Wachsthum der Schliesszellen und der sie umgebenden Epidermiszellen können nun verschiedene Lagenverhältnisse der ersteren zur Oberfläche hervorgebracht werden; die Schliesszellen können im fertigen Zustand in einer Ebene mit denen der Epidermis liegen oder tief hinabgedrängt sein, scheinbar einer tieferen Zellschicht angehören (Fig. 88); zuweilen sind sie selbst über die Epidermisoberfläche hinausgehoben.

Noch mögen hier die Spaltöffnungen der Marchantieen kurz erwähnt werden; ich knüpfe hierbei an das bei Fig. 65 Gesagte an. Nach Anlegung der mit chlorophyllhaltigen Auswüchsen sich füllenden Athemhöhle wird eine über der Mitte derselben liegende Zelle der Epidermis durch mehrmalige Zweitheilung in vier, sechs (Marchantia, Fegatella) oder in mehrere (Rebouillia) Zellen getheilt, die strahlig um einen Punct geordnet sind, wo ihre Wände zusammenstossen; hier weichen die Zellen auseinander, es entsteht der Porus (*po*), umgeben von vier, sechs oder mehr Schliesszellen (*sl* Fig. 89 *B* und *C*); durch der Epidermiszelle parallele Wände wird endlich jede dieser Zellen in 4—8 über einander liegende Zellen getheilt; die Spaltöffnung wird zu einem von vier, acht und mehr Zellreihen umfassten Canal.

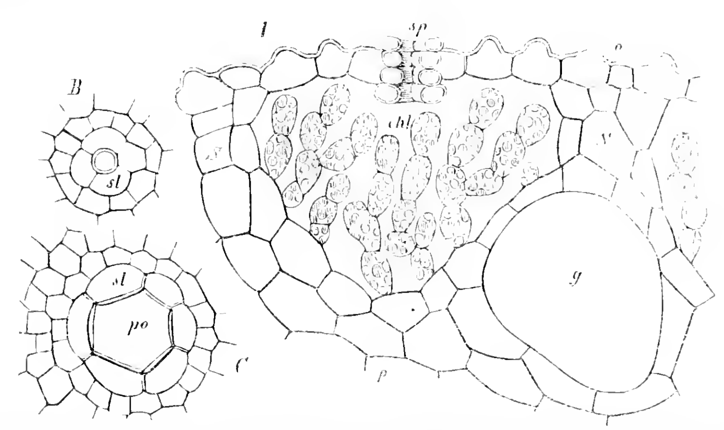



Fig. 89. Marchantia polymorpha, Theile eines jungen Fruchtträgers; *A* senkrechter Schnitt, *o* Epidermis, *S* Scheidewand zwischen den Athemhöhlen mit ihren Chlorophyllzellen *chl*; *g* grosse Parenchymzelle; *sp* Spaltöffnung. — *B* und *C* junge Spaltöffnungen von oben gesehen (550).

c) **Kork** und durch ihn bewirkte Hautbildungen (Periderm, Lenticellen, Borke)[1]. Wenn saftige, nicht mehr im Knospenzustand befindliche Organe höherer Pflanzen verletzt werden, so wird gewöhnlich die Wunde durch Korkgewebe verschlossen, d. h. es entstehen in den noch gesunden Zellen, nahe der Wundfläche, durch wiederholte Theilungen neue Zellen, welche eine feste Haut bildend das innere lebendige Gewebe von den äussersten verletzten Zellschichten trennen. Die Wände dieses Gewebes sind gegen die verschiedensten Einwirkungen sehr resistent, den Cuticularschichten der Epidermis in ihrer physikalischen Beschaffenheit ähnlich, dehnsam, elastisch, für Luft und Wasser

1) H. v. Mohl: vermischte Schriften bot. Inh. Tübingen 1845, p. 221 u. 233. — J. Hanstein: Unters. über den Bau u. die Entwickelung der Baumrinde. Berlin 1853. — Sanio: Jahrb. f. wiss. Bot. B. II. p. 39. — Merklin: Mélanges biol. du Bulletin de l'Acad. Impér. des sc. de St. Petersburg. T. IV. 1864. 26. Febr.

schwer durchdringbar, sie verlieren meist bald ihren Inhalt und füllen sich mit Luft; sie sind in rechtwinklig zur Oberfläche liegende Reihen geordnet, von parallelepipedischer Form und schliessen ohne Intercellularräume zusammen. Das sind die allgemeinen Merkmale des Korkgewebes. Dieses wird nun nicht blos an Wundflächen gebildet, sondern in weit grösserer Menge entsteht es, wo saftige Organe eines energischen Schutzes bedürfen (Kartoffelknollen), oder wo bei langanhaltendem Dickenwachsthum die Epidermis der Vergrösserung des Umfangs nicht zu folgen vermag. In diesen Fällen, die bei Monocotylen seltener (z. B. Stamm der Dracaenen), bei mehrjährigen Stamm- und Wurzeltheilen der Coniferen und Dicotylen sehr allgemein zu finden sind, entsteht das Korkgewebe schon vor der Zerstörung der Epidermis, und wenn diese aufreisst, verwittert und abfällt, ist die neue durch den Kork gebildete Hülle schon vorhanden. — Das Korkgewebe entsteht dadurch, dass in den Epidermiszellen selbst (dies nur selten) oder in dem darunter liegenden Gewebe wiederholte Zweitheilungen der Zellen stattfinden durch Scheidewände, welche der Oberfläche des Organs parallel liegen, und hin und wieder, wo es die Zunahme des Umfangs erfordert, treten auch Theilungen senkrecht auf diese Richtung ein, wodurch die Zahl der Zellreihen vermehrt wird. Von den neuentstandenen Zellen jeder radialen (d. h. auf der Oberfläche des Organs senkrechten) Reihe bleibt eine dünnwandig, protoplasmareich, im theilungsfähigen Zustand; die andere verkorkt und wird zur Dauerzelle. So entsteht eine der Oberfläche des Organs im Allgemeinen parallele Schicht theilungsfähiger Zellen, die immerfort neue Korkzellen bilden, das Korkcambium oder Phellogenschicht. Im Allgemeinen ist dieses die am meisten nach innen liegende Schicht des ganzen Korkgewebes, so dass die Verkorkung nach aussen fortschreitet, dass auf der Innenfläche der schon gebildeten Korklagen immer neue aus dem Phellogen entstehen; doch kommt es bei beginnender Korkbildung nach Sanio auch vor, dass die Bildung von Dauerzellen centripetal fortschreitet, oder es tritt ein Wechsel in »centripetaler« und »centrifugaler« Zellbildung im jungen Korkgewebe ein. Eher oder später stellt sich aber die centrifugale Korkbildung mit auf der Innenseite liegendem Phellogen immer her, was schon aus dem Umstande folgt, dass die auf der Aussenseite vollkommen verkorkter Zellschichten liegenden Gewebe eher oder später absterben. Gewöhnlich beginnt die Korkbildung zuerst an einzelnen

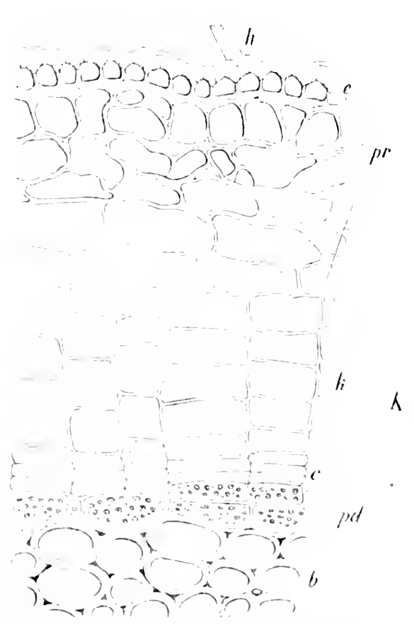


Fig. 90. Korkbildung in einem diesjährigen Zweig von Ribes nigrum. Theil eines Querschnitts. *e* Epidermis, *h* Haar, *b* Bastzellen; *pr* Rindenparenchym durch das Dickenwachsthum des Zweiges verzerrt; *K* die gesammten Erzeugnisse des Phellogens *c*; *k* die radial in Reihen geordneten Korkzellen aus *c* in centrifugaler Richtung entstanden; *pd* Phelloderma (chlorophyllhaltiges Parenchym aus *c* in centripetaler Richtung entstehend) (500).

Stellen des Umfangs der verholzten Zweige, nach und nach bildet das Phellogen aber eine zusammenhängende Schicht, von welcher aus beständig neue Korkschichten nach aussen hin vorgeschoben werden. Entsteht auf diese Weise eine continuirliche, von innen her stetig nachwachsende Korklage, so wird diese als Periderm bezeichnet. Die Ausbildung und Configuration der Korkzellen kann bei der Peridermbildung periodisch wechseln; es werden abwechselnd Lagen von dickwandigen engen, und dünnwandigen weiten Korkzellen erzeugt, das Periderm erscheint dann geschichtet, ähnlich wie das mit Jahrringen versehene Holz (Periderm von Quercus suber, Betula alba u. m. a.). In manchen Fällen gehen aus dem

Phellogen des Periderms nicht blos Korkzellen hervor, durch welche das Periderm an Dicke gewinnt, sondern auch chlorophyllhaltige Parenchymzellen werden gebildet, doch immer so, dass nur Tochterzellen des Phellogens, welche auf der Innenseite (dem Holzkörper zugewendet) liegen, diese Metamorphose in chlorophyllhaltige parenchymatische Dauerzellen erfahren; auf diese Weise wird das grüne Rindengewebe mancher dicotyler Pflanzen verdickt durch die aus dem Phellogen hervorgehenden Gewebeschichten, welche Sanio als Korkrindenschicht (Phelloderma) bezeichnet; sie findet sich z. B. an zwei- und mehrjährigen Zweigen von Salix purpurea und S. alba, bei Fagus sylvatica u. a. In solchen Fällen liegt also das Phellogen zwischen dem Periderm und dem Phelloderm, indem von seinen Tochterzellen bald die äusseren zu Kork-, bald die inneren zu Korkrindenzellen sich ausbilden (Fig. 90). — Die zuerst verkorkten Peridermschichten haben zuweilen eine ganz auffallende Aehnlichkeit mit echter Epidermis, so z. B. bei Pinus sylvestris an diesjährigen Zweigen (August), wo, bei noch erhaltener Epidermis, im Rindenparenchym das Korkcambium entsteht und zuerst scheinbar eine zweite Epidermis mit auf der Aussenseite stark verdickten Zellen gebildet wird.

So wie anfangs die Epidermis durch das Periderm, so wird später bei lange dauerndem und starkem Dickenwachsthum das Periderm durch die Borkebildung ersetzt; an grösseren Holzpflanzen, z. B. Eichen, Pappeln u. s. w. findet man die Oberfläche der einjährigen Zweige mit Epidermis, die der mehrjährigen mit Periderm, die der älteren Aeste und des Stammes mit Borke überzogen [1]). Die Borkebildung beruht auf der wiederholten Erzeugung neuer Phellogenlamellen in den von innen her nachwachsenden saftigen Rindengeweben der Coniferen und Dicotylen. Zellenflächen, welche durch die verschiedensten Gewebe der Rinde sich erstrecken können, verwandeln sich in Korkcambium, welches nach Erzeugung mehr oder minder dicker Korklamellen erlischt, d. h. aufhört thätig zu sein. Diese Korklamellen schneiden so zu sagen aus der Rinde schuppenförmige oder ringförmige Flächenstücke heraus; Alles, was auf der Aussenseite derselben liegt, vertrocknet, und indem dieser Vorgang nach und nach am Umfang des Stammes sich öfter wiederholt, wobei die neuen Korklamellen immer tiefer in das nachwachsende Rindengewebe eingreifen, wird eine immer dicker werdende Schicht vertrockneter Gewebemassen von dem lebenden Theil der Rinde abgetrennt; dies ist die Borke. Sehr klar ist der Vorgang bei der sich in grossen Schuppen ablösenden Borke von Platanus orientalis; fast ebenso deutlich an alten Stämmen von Pinus sylvestris. Indem die Borke dem Dickenwachsthum des Stammes nicht folgt, reisst sie in Längsrissen von aussen nach innen ein (Quercus robur), wenn die Cohäsionsverhältnisse danach sind; in andern Fällen blättert sie sich in Form horizontaler Ringe von dem Stamm ab (Ringelborke), z. B. bei Prunus Cerasus.

Die Lenticellen sind eine Eigenthümlichkeit der korkbildenden Dicotylen; sie erscheinen vor der Peridermbildung an einjährigen Zweigen, so lange die Rinde noch mit unversehrter Epidermis überzogen ist; sie werden hier als rundliche Fleckchen sichtbar. Am Ende des ersten oder im folgenden Sommer reisst die Epidermis über die Lenticelle der Länge nach auf, sie verwandelt sich in eine mehr oder weniger vorstehende Warze, welche häufig durch eine mittlere Furche in zwei lippenförmige Wülste getheilt ist; ihre Oberfläche ist meistens braun, ihre Substanz bis auf eine gewisse Tiefe trocken, brüchig, korkartig. Mit dem weiteren Dickenwachsthum des Zweiges werden die Lenticellen in die Breite ausgedehnt und stellen querliegende Streifen dar; wenn sich später Kork oder Borke bildet, nimmt das Aufreissen der Rinde in den Lenticellen seinen Anfang, sie werden unkenntlich

1) Nicht immer ist ein beträchtliches Dickenwachsthum mit Peridermbildung verbunden, so z. B. bei Helianthus annuus und anderen einjährigen Stämmen; bei Viscum z. B. bleibt die Epidermis immer fortbildungsfähig, und ihre dicken Cuticularschichten machen den Schutz des Periderms überflüssig; auch die Borkebildung ist keine nothwendige Folge starken Dickenwachsthums, die Rothbuche und die Korkeiche z. B. bilden nur Periderm.

(Silberpappel, Apfelbaum, Birke), durch Abschuppung der Borke werden sie natürlich entfernt. Die Lenticellen entstehen nach Unger nur an solchen Stellen der Rinde, wo sich in der Epidermis Spaltöffnungen finden; nach Mohl tritt das innere Rindenparenchym warzenartig durch das äussere hervor und bildet hier ein Korkgewebe, welches bei der Peridermbildung mit dem Kork des Periderms zusammen fliesst, so z. B. auch bei jungen Kartoffelknollen. Die Korkbildung auf der Lenticelle dauert eine Reihe von Jahren fort, bis die von innen her nachwachsende Rinde aussen abstirbt, indem sich Periderm oder Borkebildungen zwischen die Lenticelle und den lebenden Rindentheil einschieben. Bei manchen Bäumen (Crataegus, Pyrus, Salix, Populus), wo die Peridermbildung von einzelnen Puncten aus beginnt, um sich dann weiter auszubreiten, sind nach Mohl die Lenticellen die Ausgangspuncte.

§ 16. Die Fibrovasalstränge[1]). Das Gewebe der höheren Kryptogamen und Phanerogamen ist von fadenförmigen, strangartigen Gewebekörpern durchzogen, die in manchen Fällen sich durch Dickenwachsthum derart fortbilden, dass sie mächtige Massen darstellend äusserlich die Form von Strängen verlieren, wobei sie innerlich aber die entsprechende Structur behalten. Das sind die Fibrovasalstränge, Gefässbündel, Faserstränge, Stränge. Nicht selten können sie leicht aus dem übrigen Gewebe der Pflanze vollkommen isolirt werden: zerreisst man z. B. den Blattstiel von Plantago major, so hängen sie als ziemlich dicke, dehnsame, elastische Fäden aus dem Parenchym heraus; bei Pteris aquilina gelingt es, sie nach Entfernung der harten Haut des unterirdischen Stammes durch Abschaben des schleimigen Parenchyms als bandartige oder fadenförmige, sehr feste, hellgelbliche Bänder frei zu legen (Fig. 91). Aus älteren Laubblättern von Bäumen, aus trockenen Fruchthüllen (Datura), Cactusstämmen u. s. w. lassen sich die Fibrovasalstränge durch Fäulniss des Parenchyms, das sie umgiebt, als ein die Form des Ganzen mehr oder minder nachahmendes Gerüst darstellen; ausnehmend schöne und lehrreiche Skelete dieser Art liefern die Stämme der Baumfarne, Dracaenen, Yucca, Mais u. m. a., wenn ihr Parenchym durch langsame trockene Verwesung vollkommen zerstört wird und nur die Hautgewebe und die festen Stränge im Innern erhalten bleiben. Der Anfänger wird jedenfalls wohl thun, sich derartige Präparate selbst herzustellen oder sie in Sammlungen aufzusuchen; sie sind wenigstens anfänglich dem richtigen Verständniss ungemein förderlich. So ist

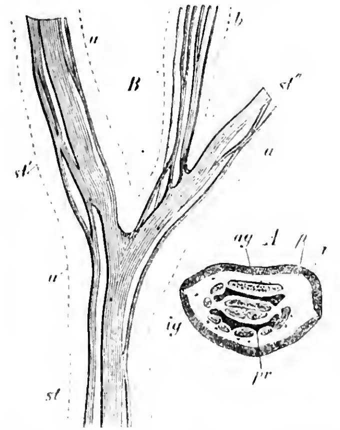



Fig. 91. Pteris aquilina; *A* Querschnitt des unterirdischen Stammes in natürlicher Grösse, *r* braune harte Hautgewebe; *p* weiches, schleimiges, stärkereiches Parenchym; *pr* dunkelwandiges Sclerenchym, zwei breite den Stamm durchziehende Bänder bildend; *ag* Fibrovasalstränge, welche ausserhalb dieser Sclerenchymbänder, *ig* solche, die innerhalb derselben verlaufen. — *B* der in *A* mit *ag* bezeichnete Fibrovasalstrang durch Abschaben des Parenchyms isolirt; er zeigt Theilungen und Anastomosen; die punctirten Linien *u* zeigen den Umfang des Stammes *st*, seiner Gabeläste *st'* und *st''* und eines Blattstiels *b*.

1) H. v. Mohl: vermischte Schriften 1845, p. 108, 129, 195, 268, 272, 285. — Derselbe: botan. Zeitg. 1855, p. 873. — Schacht: Lehrb. der Anat. u. Phys. der Gewächse 1856, p. 216 und 307—354. — Nägeli: Beiträge zur wiss. Botanik, Leipzig 1858. Heft I. — Sanio: botan. Zeitg. 1863, No. 12 ff. — Nägeli: das Dickenwachsthum des Stammes in der Anordnung der Gefässstränge bei den Sapindaceen. München 1864. — Rauwenhoff: Archives néerlandaises T. V. 1870 (caract. et formation du liège des dicotyl.).

es aber nur bei verholzten Fibrovasalsträngen, wenn sie isolirt zwischen weichem Parenchym verlaufen; bei manchen Pflanzen dagegen ist das Gewebe der Stränge noch zarter und weicher als das ihrer Umgebung (Ceratophyllum, Myriophyllum, Hydrilleen und anderen Wasserpflanzen), sie können dann natürlich nicht isolirt werden; bei den älteren verholzten Stämmen und Wurzeln der Coniferen und Dicotylen aber sind die Fibrovasalstränge so dicht gedrängt und durch weitere Fortbildung ihrer Gewebe so entwickelt, dass schliesslich von dem ursprünglichen, sie trennenden Grundgewebe nur wenig oder Nichts übrig bleibt und solche Stämme fast ganz aus Fibrovasalmassen bestehen.

Jeder einzelne Fibrovasalstrang besteht, wenn er hinreichend entwickelt ist, aus mehreren verschiedenen Gewebeformen und muss daher selbst als Gewebesystem betrachtet werden; verschiedene, oft sehr zahlreiche Stränge aber vereinigen sich bei den meisten Pflanzen zu einem System höherer Ordnung; doch betrachten wir hier einstweilen nur den einzelnen Strang.

Anfangs besteht der Fibrovasalstrang aus gleichartigen, ohne Intercellularräume verbundenen Zellen[1]; diese noch nicht differenzirte Gewebeform des jungen Stranges kann als Procambium[2] bezeichnet werden. Bei zunehmendem Alter desselben verwandeln sich zunächst einzelne seiner Zellenzüge in Dauerzellen von bestimmter Form (Gefässe, Bastfasern) und von diesen Anfangspuncten aus schreitet die Umbildung der Procambiumzellen in Dauerzellen am Querschnitt des Stranges fort, bis sämmtliche Zellen in Dauerzellen umgewandelt sind, oder es bleibt eine innere Schicht des Stranges im fortbildungsfähigen Zustand, sie heisst dann Cambium. Man hat also im vorgerückteren Alter entweder cambiumlose oder cambiumhaltige Stränge; jene können als geschlossene, diese als offene bezeichnet werden[3]. Sobald ein Procambiumstrang in einen geschlossenen Fibrovasalstrang sich verwandelt hat, hört jedes weitere Wachsthum in ihm auf: so bei den Krytogamen, Monocotylen und manchen Dicotylen; der offene, cambiumhaltige Fibrovasalstrang dagegen fährt fort, immer neue Schichten von Dauergewebe auf beiden Seiten seines Cambiums zu erzeugen, dadurch wird der betreffende Stamm- oder Wurzeltheil immer dicker; so ist es bei den verholzenden Dicotylen und Coniferen: die Blattgebilde dieser Pflanzen aber besitzen geschlossene Stränge, oder wenn sie offen sind, so hört doch die Thätigkeit ihres Cambiums bald auf.

Die verschiedenen Gewebeformen eines differenzirten Fibrovasalstranges lassen sich in zwei Gruppen eintheilen, die man mit Nägeli als Phloëm- und Xylemtheil des Stranges benennt; sie sind durch das Cambium getrennt, wenn dieses vorhanden ist. In jedem der beiden Bestandtheile des Stranges, im Phloëm

---

1) Die jungen Zellen der Fibrovasalmassen sind nicht immer verlängert und prosenchymatisch; in den Wurzeln z. B. bei Zea Mais sind die jungen sich nicht mehr theilenden Gefässzellen und ihre Nachbarn quer tafelförmig oder cubisch.

2) Nägeli nennt das Gewebe des jungen Fibrovasalstränges einfach Cambium, ebenso bezeichnet er das fortbildungsfähige Gewebe der sich verdickenden Stränge, was davon doch unterschieden werden muss; Sanio bezeichnet nur das letztere als Cambium, was ich adoptire (Sanio in Bot. Zeitg. 1863. p. 362).

3) Diese Unterscheidung wurde zuerst von Schleiden gemacht, aber mit Unrecht schrieb er den Dicotylen allgemein nur offene Stränge zu; seine Unterscheidung von simultanen und succedanen ist nicht durchführbar; alle Stränge differenziren sich im Querschnitt succedan. Schleiden's simultane Stränge der höheren Kryptogamen gehören zu den geschlossenen.

sowohl, wie im Xylem sind vorwiegend dreierlei Gewebeformen zu unterscheiden, nämlich 1) gefässartige Zellfusionen (Holzgefässe im Xylem, Siebröhren im Phloëm), 2) prosenchymatisches Fasergewebe (Holzfasern im Xylem, Bastfasern in Phloëm und 3) parenchymatisches Gewebe (Holzparenchym im Xylem, Phloëm, oder Bastparenchym im Phloëm. Das Phloëm besteht aus saftigen, meist dünnwandigen Zellen, nur die oft fehlenden, oft auch sehr massenhaft entwickelten Bastzellen sind gewöhnlich stark verdickt (meist nicht verholzt, geschmeidig). Jene dünnwandigen saftigen Zellen sind entweder parenchymatisch, oder sie sind

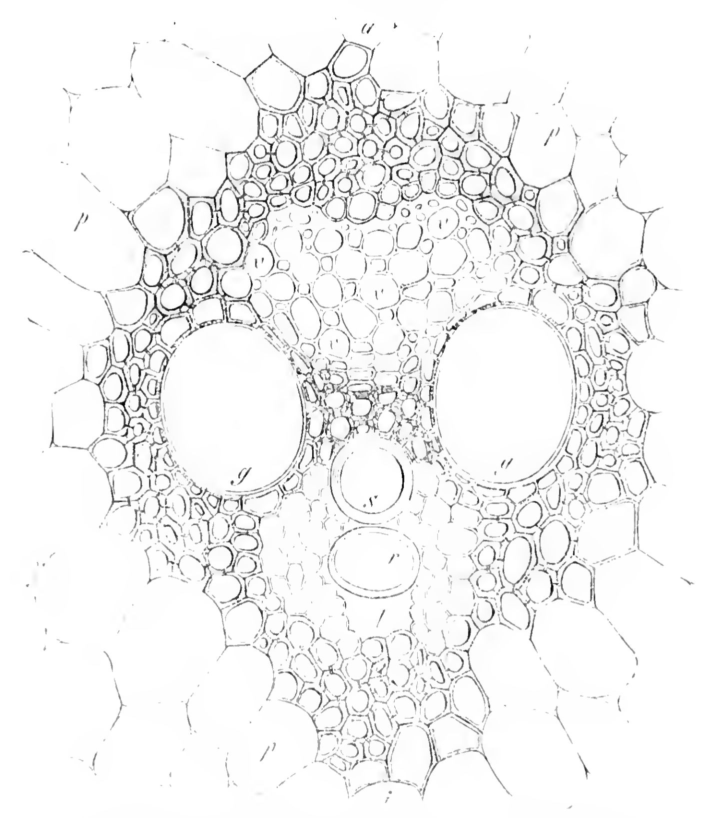



Fig. 92. Querschnitt eines geschlossenen Fibrovasalstranges im Stamm von Zea Mais (550). Der Fibrovasalstrang besteht aus dem Xylemtheil *g g, s, r, l* und dem Phloëm *v, v, v*. — Das dickwandige Gewebe des Umfangs ist die zum Grundgewebe gehörige Strangscheide; *p p* das dünnwandige Parenchym des Grundgewebes; *a* Aussenseite, *i* Innenseite (der Stammaxe zugekehrt); *g g* zwei grosse getüpfelte Gefässe; *s* schraubenförmig verdicktes Gefäss; *r* isolirter Ring eines Ringgefässes, *l* durch Zerreissung beim Wachsthum entstandene lufthaltige Lücke; *v v* das zuletzt in Dauergewebe übergegangene Cambiform oder Gitterzellgewebe; zwischen ihm und dem Gefäss *s* liegen netzartig verdickte und gehöft getüpfelte Gefässe.

Cambiform, oder Gitterzellen oder endlich Siebröhren. — Der Xylemtheil des Fibrovasalstranges hat meist die Neigung, seine Zellhäute stark zu verdicken, sie verholzen und werden hart, bei den Gefässen und gehöft getüpfelten Holzzellen schwindet der Inhalt und sie führen fortan Luft; auch verholzendes Parenchym findet sich häufig; doch kann in manchen Fällen die Verholzung unterbleiben, der ganze Strang ist dann weich und saftig, zuweilen nur von einzelnen dünneren Bündeln verholzter Gefässe und Holzzellen durchzogen (Wurzeln von Raphanus sativus, Knolle der Kartoffel u. m. a.). Die Elemente der Fibrovasalstränge

sind, soweit sie ausschliesslich aus Procambium entstanden sind, vorwiegend prosenchymatisch oder doch langgestreckt in der Richtung der Wachsthumsaxe des Stranges: in offenen Strängen treten bei dem Dickenwachsthum derselben im Cambium auch horizontal gestreckte, radial gelegte Zellreihen und Zellschichten auf, wodurch die später gebildeten Xylem- und Phloëmschichten des Stranges radial gefächert werden: die horizontalen Elemente nehmen meist den Cha-

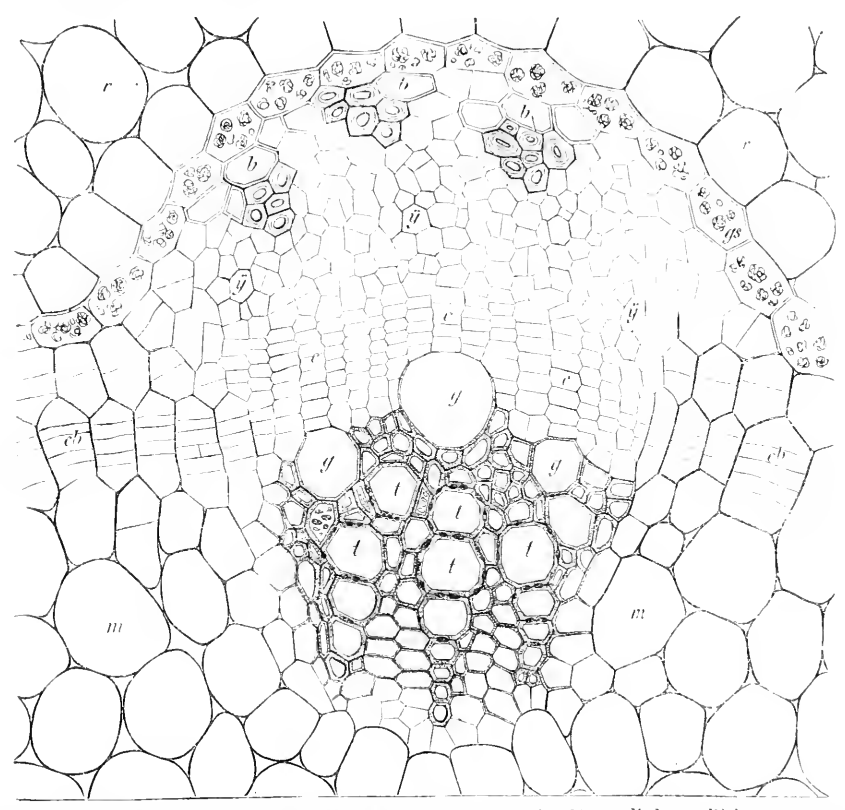



Fig. 93. Theil eines Querschnittes aus dem fertig gestreckten hypocotylen Stammglied von Ricinus communis. — *r* Parenchym der primären Rinde, *m* des Markes, beide zum Grundgewebe gehörend, zwischen *r* und *b* die einfache Gefässbündelscheide (mit Stärkekörnern), die ebenfalls zum Grundgewebe gehört. — Der Fibrovasalstrang besteht aus dem Phloëm *b*, *y*, dem Xylem *g*, *t* und dem Cambium *c c*, ist also ein offener Strang: das Cambium des Stranges *c c* setzt sich auch in das zwischen ihm und den benachbarten Strängen liegende Grundgewebe fort, als Interfascicularcambium *c b*, welches durch nachträgliche Theilungen grosser Parenchymzellen entsteht (Folgemeristem). — Im Phloëm sind *b b* Bastfasern, *y y* der Weichbast (z. Th. Parenchym, z. Th. Siebröhren): im Xylem sind *t t* enge getüpfelte, *g g* weite getüpfelte Gefässe, dazwischen Holzprosenchym.

rakter parenchymatischer Zellen an und werden im Allgemeinen als Strahlen bezeichnet; innerhalb des Xylems heissen sie Xylemstrahlen, innerhalb des Phloëms — Phloëmstrahlen.

Die Lagerung der Phloëm- und Xylemschichten auf dem Querschnitt eines Stranges ist je nach den Pflanzenklassen und Organen verschieden: in dem offenen Strang im Stamm der Dicotylen und Coniferen liegt jenes nach der Peripherie gewendet[1], dieses (das Xylem) der Axe des Organs zugekehrt, zwischen

[1] Vergl. jedoch das über die Gewebebildung der Dicotylen im Zweiten Buche (Schluss der Klasse der Dicot.) Gesagte.

beiden liegt die Cambiumschicht (Fig. 93); doch kommt es auch vor, dass auf der axilen Seite des Xylems nochmals eine Phloëmschicht auftritt, so dass der Strang zwei solche, eine peripherische und eine innere besitzt (Cucurbitaceen, Solaneen, Apocyneen). — Bei den geschlossenen Strängen treten gegenüber der typischen Lagerung der Gewebe in den Dicotylensträngen namhafte Abweichungen auf: bei den Monocotylen sind diese mehr scheinbar, zumal wenn man von der Scheide verholzten Prosenchyms, wie es hier oft vorkommt (Fig. 92), absieht. Bei den Farnen, Lycopodiaceen (mit vereinzelten Strängen)[1] und Rhizocarpeen liegt das Xylem in der Mitte des Stranges, das Phloëm aber bildet eine weiche saftige Scheide um jenes (Fig. 78 und Fig. 95).

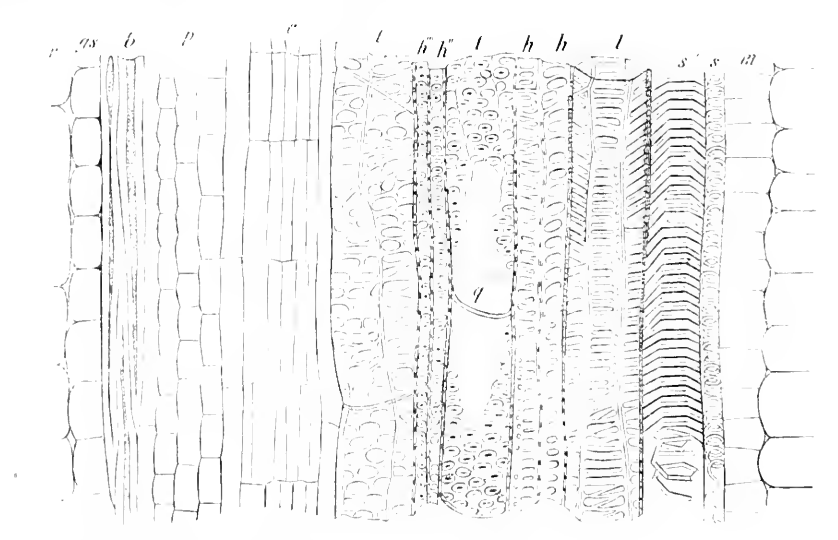



Fig. 94. Längsschnitt des Fibrovasalstranges von Ricinus, dessen Querschnitt in Fig. 93 zu sehen ist; *r* Rindenparenchym, *gs* Gefässbündelscheide; *m* Markparenchym. — *b* Bastfasern, *p* Phloëmparenchym; *c* Cambium; der Zellenzug zwischen *c* und *p* bildet sich später zu einer Siebröhre aus. Im Xylemtheil des Stranges bilden sich die Elemente von *s* anfangend nach und nach bis *t'* aus; *s* erstes enges sehr langes Schraubengefäss; *s'* weites Schraubengefäss, beide mit abrollbarem Schraubenband; *l* leiterförmig verdicktes Gefäss zum Theil netzartig verdickt; *h* und *h'* Holzzellen; *t* getüpfeltes Gefäss, bei *q* die resorbirte Querwand; *h'' h'''* Holzzellen; *t'* getüpfeltes Gefäss noch jung, die Tüpfel zeigen erst den äusseren Hof, später tritt die Bildung des inneren Porus auf; man bemerkt an der Gefässwand bei *l*, *t*, *t'* die Grenzlinien der benachbarten, weggenommenen Zellen.

Nach der Art der Zusammenlagerung der beiden Hauptbestandtheile hat man also zwei Formen von Fibrovasalsträngen zu unterscheiden, nämlich 1) collaterale Stränge, deren Phloëm und Xylem wie die beiden Längshälften eines Stabes neben einander hinlaufen (so bei den Phanerogamen und Equiseten); 2) concentrische Stränge, deren Xylem allseitig von einer Phloëmschicht umschlossen wird (bei den Farnen, den einfachen Strängen der Lycopodiaceen u. a.)[2]: sie sind immer geschlossen; die collateralen dagegen können geschlossen oder offen sein. (vergl. unten: Wurzelstränge).

1) Der Strang im Stamm von Lycopodium Chamaecyparissus u. a. ist offenbar eine Vereinigung mehrerer Fibrovasalstränge, wie im Axencylinder der Wurzeln (s. unten).

2) Vergl. Russow: Vergleichende Unters. der Leitbündelcryptogamen. Petersburg 1872, p. 159 ff. — Die dort gewählten Benennungen scheinen mir, abgesehen von dem Ausdruck »collaterale Stränge«, nicht zweckmässig.

Jede einzelne Zellform kann in einem Fibrovasalstrange fehlen, es giebt Stränge ohne Holzzellen, solche ohne Gefässe (sehr selten, solche ohne Bastfasern etc., nur der Weichbast (die saftigen dünnwandigen Zellen des Phloëms fehlen wohl niemals. Alle diese Verschiedenheiten können an demselben Fibrovasalstrang an verschiedenen Theilen seiner Länge vorkommen, wenn diese beträchtlich ist: die Endigungen der im Stamm verlaufenden Stränge finden sich gewöhnlich in den Blättern, dort verlieren sie bei abnehmender Dicke endlich alle Elemente des Xylems bis auf 1—2 Schraubengefässe und endlich auch diese, die äussersten Enden dieser in dem Mesophyll der Blätter verlaufenden Stränge bestehen oft nur aus langen, engen, dünnwandigen, saftigen Zellen, aus Cambiform.

Wird der Fibrovasalstrang in frühester Jugend innerhalb eines Organs angelegt, welches später stark in die Länge wächst, so sind die vor dem Längenwachsthum angelegten Elemente (die innersten Gefässe und die äussersten Bastzellen) die längsten, denn sie machen das ganze Längenwachsthum des Organs mit; die später, während der Verlängerung ausgebildeten Elemente sind kürzer, am kürzesten diejenigen, welche nach vollendetem Längenwachsthum des ganzen Organs entstehen; dies tritt besonders bei den offenen Strängen der Dicotylen und Coniferen hervor.

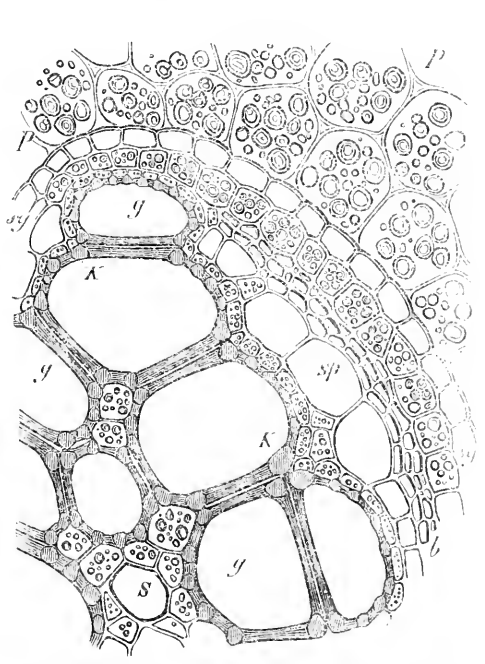


Fig. 95. Ein Viertel des Querschnitts eines der grossen Fibrovasalstränge im Stamme von Pteris aquilina mit einem Theil des umgebenden Parenchyms *P*; letzteres ist mit Stärke erfüllt (im Winter). *s* Schraubengefäss im Brennpunct des elliptischen Querschnitts des Stranges, umgeben von dünnwandigen stärkeführenden (Holz-) Zellen; *g g* die leiterförmig verdickten Gefässe, deren Structur bei Fig. 27 erläutert wurde; *sp* weite Gitterzellen, zwischen ihnen und dem Xylem liegt eine Schicht im Winter stärkeführender Zellen; *b* Bastzellen, mit dicker, weicher Wand; *sg* die Strangbündelscheide; zwischen *b* und *sg* eine Schicht stärkeführender Zellen.

Die Ausbildung der Elemente eines Stranges beginnt immer an einzelnen Puncten des Querschnittes und greift von dort aus weiter um sich; dabei gewinnen die nach einander auftretenden Dauerzellen eine verschiedene Ausbildung. Bei den offenen Strängen im Stamm der Dicotylen und Gymnospermen beginnt die Ausbildung meist mit der Verdickung einzelner Bastzellen auf der peripherischen Seite des Stranges, etwas später treten einzelne Schraubengefässe (oder Ringgefässe) an der Markseite auf; während nun die Ausbildung des Phloëms centripetal fortschreitet und nach und nach Bastfasern, Gitterzellen, Parenchym, oft abwechselnd wiederholt gebildet werden, entstehen im Xylem centrifugal (bezüglich der Axe des Organs) fortschreitend Ring- oder Spiralgefässe oder beide, netzförmig verdickte, später ausschliesslich gehöft getüpfelte Gefässe, abwechselnd mit Holzfasern und Holzparenchym (vgl. Fig. 94). Bei den Coniferen werden später immerfort nur gehöft getüpfelte Holzprosenchymzellen (neben Xylemstrahlen)

erzeugt, so lange der Stamm oder die Wurzel wächst; bei den Dicotylen dagegen wird nach dem ersten Jahr jährlich ein Gemenge von Gefässen und Holzprosenchym, oft vermischt mit Holzparenchym, gebildet. Bei den Bäumen mit Jahrringen im Holzkörper macht sich auch noch eine Periodicität in der Ausbildung der Xylemzellen bemerklich, auf der die Schichtung des Xylems in Jahreslagen beruht. Nicht selten zeigt auch der Phloëmtheil eine solche Schichtung. In dem geschlossenen Strang der Monocotylen ist die Reihenfolge der Ausbildung ähnlich wie bei den vorigen im ersten Jahr; bei Fig. 92 z. B. bilden sich im Xylemtheil zuerst das Ringgefäss *r*, dann das Schraubengefäss *s*, dann rechts und links fortschreitend die getüpfelten Gefässe *g*, *g*, und in der Mitte (radial fortschreitend) die engen getüpfelten Gefässe. Es kommt zuweilen (z. B. bei Calodracon nach Nägeli) vor, dass die Gefässbildung rechts und links fortschreitend vorn den Bogen schliesst und so das Procambium, welches später in Gitterzellen übergeht, von Gefässen umschlossen wird. — Im Blattstiel von Pteris aquilina beginnt in den Procambiumsträngen von elliptischem Querschnitt die Ausbildung des Xylems mit der Entstehung einiger enger Schraubengefässe in den Brennpuncten des Querschnitts; dann werden, der grossen Axe folgend, zuerst centrifugal, dann centripetal Treppengefässe erzeugt, bis ein compacter, im Querschnitt langgezogener Xylemkörper gebildet ist, in dessen Umgebung das noch übrige Procambium sich in Gitterzellen, Siebröhren und Cambiform, zum Theil in Bastfasern (an der Peripherie) umwandelt (Fig. 95, 96, *A*); ähnlich bei den meisten concentrischen Strängen der Kryptogamen.

Fibrovasalsystem der Wurzeln. Stränge der bisher beschriebenen Formen durchziehen gewöhnlich in grösserer, zuweilen in sehr grosser Zahl (z. B. Palmen) die Stämme und Zweige und biegen mit ihren oberen Enden in die Blätter ein, um sich in den Blattspreiten mannigfaltig zu verzweigen und so die Nervatur derselben zu bilden. Jeder Strang ist im Stamm und Blatt allseitig von Grundgewebe umgeben, von den anderen Strängen also isolirt; nur mittels der unteren im Stamm verlaufenden Enden findet eine Verbindung unter den verschiedenen sonst isolirten Strängen statt. Auffallend anders erscheint die Anordnung des Fibrovasalsystems in den Wurzeln, wenn wir hier wie bei den Stämmen zunächst nur die ursprünglichen, durch Differenzirung aus dem Urmeristem hervorgehenden Gebilde, nicht aber die später aus Folgemeristem (aus Cambium) entstandenen Verdickungsgewebe betrachten (§ 18). Der Querschnitt der gewöhnlich cylindrisch fadenförmigen Wurzel, sowohl der Kryptogamen wie der Phanerogamen, zeigt innerhalb der Epidermis einen dicken Mantel von parenchymatischem Grundgewebe, welches den kreisrunden Querschnitt eines Gewebestranges umgiebt, der als cylindrischer Faden die Wurzel ihrer ganzen Länge nach durchzieht; diesen Strang wollen wir als Axencylinder (Plerom) bezeichnen; er ist gegen das Rindenparenchym jederzeit durch eine innerste Schicht des letzteren scharf abgegrenzt; diese Strangscheide, die in ähnlicher Weise auch in den meisten Stämmen die Rinde gegen einen inneren Gewebecylinder[1]), in welchem hier die Fibrovasalstränge verlaufen (Fig. 93), abgrenzt, ist leicht kenntlich an den radial gestellten longitudinalen Scheidewänden ihrer Zellen, die vermöge einer eigenthümlichen Faltenbildung auf dem Querschnitt mit je einem schwarzen Punct besetzt erscheinen (Fig. 96).

Innerhalb dieser Strangscheide (Pleromscheide) findet man nun bei dickeren Wurzeln eine meist grössere Zahl von bandartigen Gefässsträngen in einem Kreis angeordnet; in jedem Gefässstrang liegen die ältesten aber engsten Gefässe aussen, der Strangscheide am nächsten

1) Vergl. ferner den Schluss von § 19 und Van Tieghem mémoire sur les canaux sécréteurs Paris 1872 die Anm. p. 17.

(Fig. 96); von dort aus schreitet die Gefässbildung in centripetaler Richtung fort, so dass die später entstehenden, also weiter nach innen liegenden Gefässe auch immer weiter, geraumiger werden. — Zwischen je zwei Gefässgruppen liegt ein Bundel von Phloem, das nicht selten am äusseren Rande echte Bastfasern führt. — Der noch übrige Raum des Axencylinders ist von parenchymatischem Gewebe erfüllt.

Bei dunneren Wurzeln beschrankt sich die Zahl der Gefass- und Phloembündel meist auf 2 oder 3, und dann pflegen die Gefässbündel bis zur Längsaxe der Wurzel vorzudringen, so dass ein den Strang halbirendes Band, oder ein dreistrahliger Stern von Holzgefässen entsteht. Bei dickeren Wurzeln dagegen reichen die inneren Leisten der Gefässbänder meist nicht bis ins Centrum des Stranges, welches in diesen Fällen von einer Masse parenchymatischen Gewebes, einem Mark eingenommen wird, wie in Fig. 96; Wurzeln, welche wie die meisten Hauptwurzeln der Dicotylen- und Coniferenkeimpflanzen oben dick sind, bei der Verlängerung nach unten hin aber immer dünner werden, verlieren nach unten hin das Mark, so dass die oben durch ein solches getrennten Gefässstränge weiter abwärts in der Wurzelaxe sich berühren, auf dem Querschnitt einen Stern bilden.

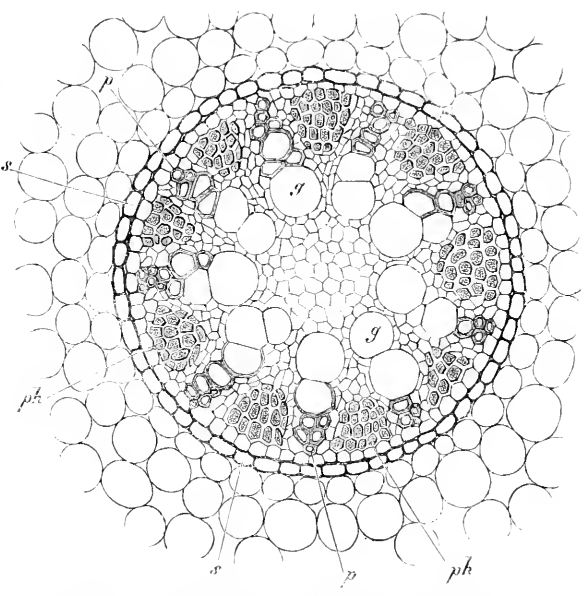


Fig. 96. Wurzel von Acorus Calamus; Querschnitt des Axencylinders mit dem umgebenden Rindengewebe. — *s* Pleromscheide — *p p* enge peripherische älteste Gefässe — *g* weite, innere jüngere Gefässe — *ph* Phloembündel.

Die Peripherie des Axencylinders wird (mit Ausnahme von Equisetum nach Nägeli und Leitgeb) von einer einfachen Gewebeschicht eingenommen, welche die eben genannten Forscher als Pericambium bezeichnen. Es liegt, wie aus dem Gesagten folgt und Fig. 96 zeigt, auf der Innenseite der Pleromscheide. Die Bedeutung des Pericambiums für die Verzweigung und das Dickenwachsthum der Wurzel werden wir später (§ 18 und § 23) betrachten.

Bei dem gegenwärtigen Stand der Gewebelehre ist es nun fraglich, ob man den axilen Strang als einen einzigen Fibrovasalstrang zu betrachten hat oder ob man in ihm eine Verschmelzung von ebenso vielen Fibrovasalsträngen erblicken soll, als Paare von Phloëm- und Xylembündeln vorhanden sind. Van Tieghem (l. c.) vertritt die letztere Ansicht, indem er besonders geltend macht, dass auch in den meisten Stämmen eine Pleromscheide (membrane protectrice) sämmtliche Fibrovasalstränge sammt dem Mark gegen die Rinde abgrenzt. Demnach brauchte man sich die Stränge im Stamm nur dicht zusammengedrängt und ihre Phloëmbündel neben, statt vor die Xylembündel gelagert zu denken, um auch hier einen Axencylinder wie in den Wurzeln zu erhalten. Für diese Ansicht spricht die Thatsache, dass in manchen Stämmen (wie denen der Gattung Lycopodium Fig. 100 *B* und bei manchen Wasserpflanzen wie Hippuris, Hydrilla u. a.) ein dem Axencylinder der Wurzel entsprechender Gewebestrang wirklich vorkommt. Indessen wird erst eine weitere Discussion der Thatsachen zeigen, inwieweit wir berechtigt sind, den ganzen Axencylinder der Wurzeln sowie der genannten Stämme, als eine longitudinale Verschmelzung (Combination) von eigentlichen Fibrovasalsträngen zu betrachten.

Zellformen. Im Text habe ich nur die Lagerungsverhältnisse der einzelnen Gewebeformen des Fibrovasalstanges in ihren wichtigsten Zügen angedeutet; hier mögen noch einige Bemerkungen über die Zellformen selbst nachfolgen, aber auch hier ist wegen zahlreicher Einzelheiten auf die specielle Morphologie der einzelnen Pflanzenklassen im II. Buch zu verweisen. Ihre vollkommenste, ihre mannigfaltigste Entwicklung gewinnen die Zellformen der Fibrovasalstränge bei den Dicotylen; die hier vorkommenden Formen können daher als Schema zur Beurtheilung der entsprechenden Vorkommnisse bei anderen Pflanzenclassen benutzt werden.

**Der Xylemtheil** des Fibrovasalstranges der Dicotylen ist aus zahlreichen Zellformen zusammengesetzt, die sich nach Sanio's sorgfältigen Untersuchungen auf drei Typen zurückführen lassen: er unterscheidet 1 tracheale, 2 bastfaserähnliche und 3 parenchymatische Formen. Zu den trachealen Formen gehören die Holzgefässe und die gefässartigen Holzzellen oder Tracheïden. Diese Formengruppe ist dadurch characterisirt, dass ihre Wandungen, wo gleichartige Formen zusammentreffen, offene Löcher bilden, dass ihre Zellinhalte bald schwinden und Luft an ihre Stelle tritt; die Verdickungen zeigen eine Neigung zur Bildung von schraubigen Bändern, Netzen und gehöften Tüpfeln. Echte Gefässe (Fig. 25, 94) entstehen, wenn bei reihenweise, longitudinal über einander liegenden Zellen von gleichartiger Ausbildung, die Querwände theilweise oder ganz resorbirt werden und so lange aus vielen Zellen bestehende, luftführende Rohren zu Stande kommen, die sich meist durch ihre grössere Weite vor den benachbarten Holzzellen auszeichnen [1]. Die Querwände können horizontal oder mehr oder minder schief gestellt sein; im Allgemeinen richtet sich darnach die Form ihrer Durchbrechung: horizontale Wände werden häufig ganz aufgelöst, oder sie erhalten grosse runde Löcher; je schiefer die Querwand wird, desto mehr nehmen die Perforationen die Form enger, breiter, paralleler Spalten an, und die stehen bleibenden Verdickungsleisten der Querwand erscheinen mehr oder minder als Sprossen einer Leiter; nicht selten bilden sich netzartige Verbindungen derselben. Die leiterförmige Querwand findet sich nach Sanio nicht nur bei gehöft getüpfelten und netzförmig verdickten Gefässen, wie man

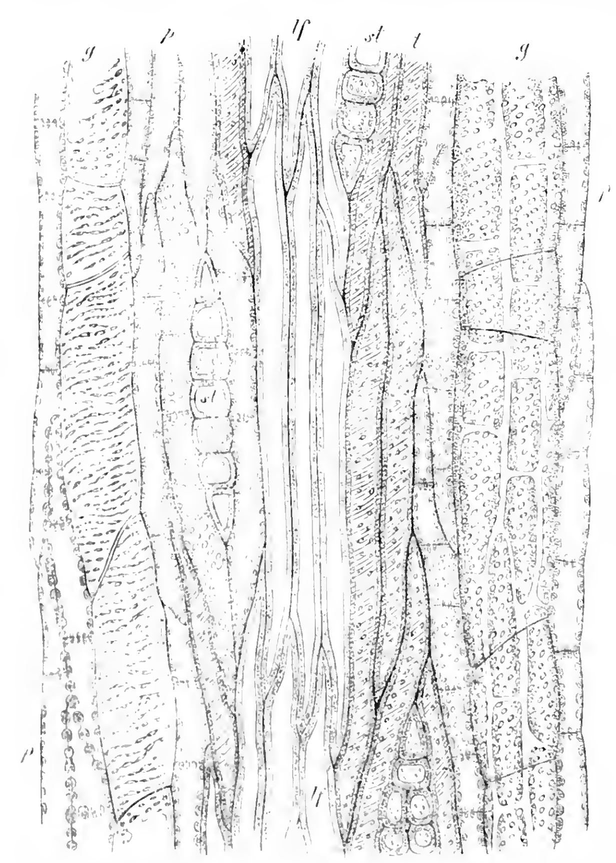



Fig. 97. Tangentialer Längsschnitt durch das secundäre Holz von Ailanthus glandulosa. — *gg* Gefässe *st* querdurchschnittene Holzstrahlen — *p* Holzparenchym — *t* Tracheïden — *lf* Libriformfasern.

[1] Vergl. jedoch das p. 91 Gesagte.

früher annahm, sondern auch bei Schraubengefässen (z. B. bei Casuarina, Olea, Vitis), wo einzelne Windungen des Schraubenbandes unmittelbar in die Leitersprossen übergehen. Die Ablösung des Schraubenbandes der zuerst gebildeten Schraubengefässe in sich stark verlängernden Stengeln und Blattstielen beruht wohl nur auf der Ablosung des Bandes von der dunnen, rasch wachsenden Wand, welche dem Gefäss und den Nachbarzellen gemeinsam ist; würde diese Wand aufgelost und das Band solchergestalt abrollbar, so mussten die benachbarten Zellen ja offen sein. — Wenn die Querwände der einzelnen Gefässzellen sehr schief gestellt sind, so nehmen die letzteren ein prosenchymatisches Ansehen an, und in je höherem Grade dies der Fall ist, desto mehr erscheint das Gefäss in seiner Ganzheit unterbrochen; im Xylem der Farne ist dies oft in so hohem Grade der Fall, dass man nach Isolirung der einzelnen Zellen durch Mazeration überhaupt nicht die Glieder von Gefässen, sondern spindelförmiges Prosenchym zu finden glaubt (Fig. 27); doch kommen auch hier allerlei Uebergänge zu den typischen, leiterformigen Querwänden vor[1]). Die Gefässe mit prosenchymatischen Gliedern bilden nun den unmittelbaren Uebergang zu den gefässartigen Holzzellen (Tracheïden); ist die Form der Zellen derart, dass ein Unterschied von Längs- und Querwand nicht mehr hervortritt, was nur bei entschieden prosenchymatischen Formen möglich ist, so sind die Perforationen der über und der neben einander liegenden Zellen der Form nach nicht mehr verschieden, es treten nicht mehr einzelne Zellreihen in besonders ausgezeichneter Weise als continuirliche Röhren hervor, aber ganze Zellencomplexe (Stränge u. s. w.) stehen durch offene gehöfte Tüpfel unter einander in offener Verbindung; so ist es in besonders ausgezeichneter Weise bei den Tracheïden im Holz der Coniferen (s. Fig. 23, 24). Der Unterschied zwischen ihnen und den echten Gefässen (Holzröhren) liegt in der That nur in diesen Momenten, denn bezüglich der Seitenwände verhalten sich die Holzröhren genau wie Tracheïden, wenn sie offene gehöfte Tüpfel haben (Fig. 25); die einzelnen Glieder der aus prosenchymatischen Zellen zusammengesetzten Gefässe der Farne (Fig. 27) können geradezu als Tracheïden bezeichnet werden.

Sanio's b a s t f a s e r ä h n l i c h e Zellformen des Xylems sind immer prosenchymatisch, spindel- bis faserförmig, im Verhältniss zu ihrem Durchmesser stark verdickt, meist einfach, zuweilen auch gehöft getüpfelt, die Tüpfel klein; immer ohne Schraubenband; während der Ruhezeiten der Vegetation führen sie Stärke; neben der Mittellamelle ihrer Scheidewände liegt öfter eine nicht verholzte gallertartige Verdickungsmasse, die sich mit Jodchlorzink roth-violett färbt und eine Aehnlichkeit mit manchen Bastfasern herstellt; diese Zellen sind gewöhnlich viel länger als die trachealen Formen. Sanio unterscheidet auch hier zwei Formen, die e i n f a c h e n bastartigen Holzfasern oder L i b r i f o r m, und die gefächerten Libriformfasern; die letzteren unterscheiden sich von jenen dadurch, dass ihr Lumen durch mehrere dünne Querwände gefächert, während die gemeinsame Wand der ganzen Faser dick ist. Diese bastähnlichen Zellformen finden sich nur im Holz der dicotylen Bäume und Sträucher neben den trachealen Elementen und den sogleich zu nennenden anderen Formen in mannigfaltigster Mischung; ob die Libriformfasern bei Kryptogamen vorkommen, dürfte mindestens zweifelhaft sein.

Die p a r e n c h y m a t i s c h e n Zellformen des Xylems sind ungemein verbreitet, zumal dann häufig, wenn der Holzkörper der Fibrovasalstränge eine bedeutende Dicke erreicht. Sie entstehen durch Quertheilung der Cambiumzellen, bevor eine Verdickung derselben ein-

---

1) Vergl. Dippel im amtlichen Bericht der 39. Vers. der Naturforscher und Aerzte 1865 (Giessen), Tafel III, Fig. 7—9. Dippel's Beobachtungen an Kryptogamen und die ganze oben gegebene Darstellung der Gefässbildung, ihr Uebergang zu den Tracheïden und zumal die Thatsache, dass alle luftführenden trachealen Formen offene gehöfte Tüpfel haben, also auch wenn die prosenchymatischen Glieder eines Gefässes nicht durch grosse Löcher, sondern durch enge Spalten u. s. w. verbunden sind, in o f f e n e r Verbindung stehen (also nicht geschlossene Zellen sind, wie Caspary meint), lassen Caspary's Annahme des Mangels der Gefässe bei den Kryptogamen und vielen Phanerogamen als unrichtig erscheinen (vergl. Caspary: Monatsberichte d. k. Akademie der Wissensch. in Berlin, 1862, 10. Juli).

tritt. Die Schwesterzellen zeigen diesen Ursprung meist noch durch die Art ihrer Lagerung; sie sind im ausgebildeten Zustand dünnwandig, mit einfachen geschlossenen Tupfeln. Ihr Inhalt ist im Winter Stärke, oft enthalten sie auch Chlorophyll, Gerbstoff, oxalsauren Kalk in Krystallen. — Es kommt jedoch auch vor, dass die Cambiumzellen auf der Xylemseite des Stranges sich ohne Quertheilung in parenchymatische, dünnwandige, einfach gehofte, inhaltführende, langgezogene Zellen umbilden, die nun ebenfalls zu den parenchymatischen Formen der Holzzellen zu rechnen sind und von Sanio als Ersatzzellen bezeichnet werden. Auf diesen letzten Typus sind wohl auch die parenchymatischen Elemente im Xylemtheil der geschlossenen Fibrovasalstränge der Monocotylen und Kryptogamen zurückzuführen; diese dünnwandigen, meist langgestreckten, inhaltführenden Zellen entstehen hier aber nicht aus Cambium (da dieses den geschlossenen Strängen nach unserem Sprachgebrauch fehlt), sondern unmittelbar aus dem Procambium des Stranges (Fig. 95 neben *S*). Zuweilen erreicht das aus dem Cambium der Dicotylen hervorgehende Holzparenchym (Parenchym des Xylemtheiles) eine stärkere Entwicklung, während nur wenige Gefässe und Tracheïden gebildet werden; so ist es in der dicken Rübenwurzel des Rettigs, der Möhre, der Georgine,

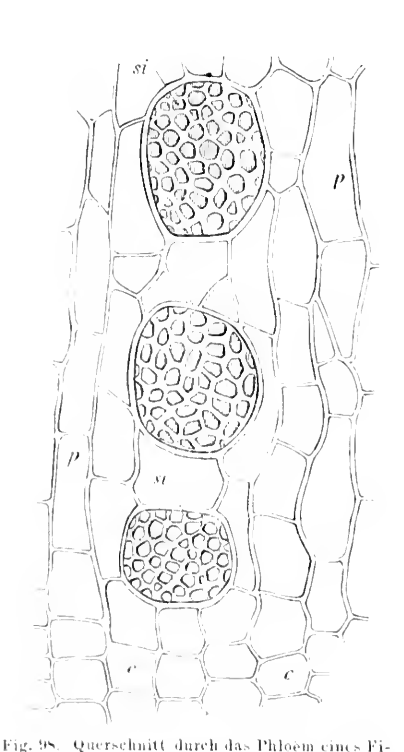



Fig. 98. Querschnitt durch das Phloëm eines Fibrovasalstranges im Stamm von Cucurbita Pepo (550). *si* die areolirten Querwände der jungen Siebröhren, deren Siebporen noch nicht ausgebildet sind; *pp* Phloëmparenchym, *cc* Cambium. Bastfasern fehlen hier, das ganze Phloëm besteht aus Weichbast. — Ueber die Siebröhren vergl. das bei Fig. 74 Gesagte.

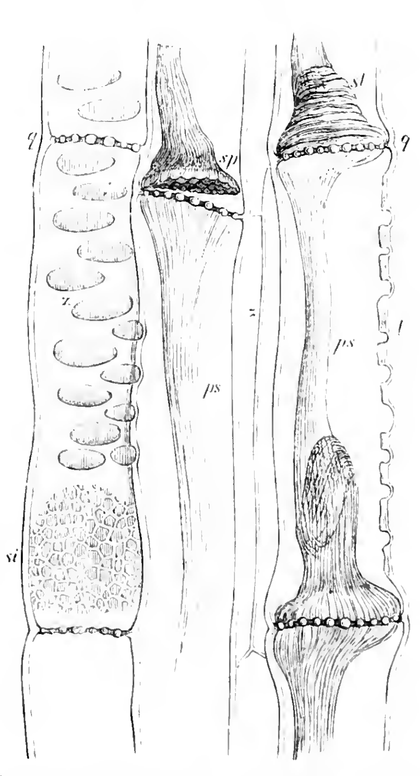



Fig. 99. Längsschnitt durch das Phloëm eines Fibrovasalstrangs von Cucurbita Pepo; man sieht drei Siebröhren, deren Querwände *q*, *q* noch nicht durchlöchert sind; der in ihnen enthaltene Schleim *sl* und *ps* ist contrahirt; bei *si* eine junge Siebplatte der Seitenwand, auch bei *x* und *l* bilden sich später Siebporen. — *z* enge parenchymatische Zellen zwischen den Siebröhren.

der Runkelrübe und der Kartoffelknolle. Das scheinbare Mark dieser Organe entspricht seiner Entstehung nach dem Holzkörper eines dicotylen Baumes; aber die Elemente des Xylems sind nicht oder nur wenig (Gefässe) verholzt; der saftreiche Inhalt und die dünnen, weichen

Zellhäute lassen dieses Xylem kaum noch als Analogon des gewöhnlichen Holzkörpers erscheinen, obgleich über diese Analogie kein Zweifel bestehen kann.

**Das Phloëm** des Fibrovasalstranges zeigt bei vollkommener Ausbildung ähnliche Zellformen, wie der Xylemtheil: den Gefässen entsprechen die Siebröhren, den Libriformfasern die echten Bastfasern, dem Holzparenchym entspricht das Bastparenchym (Phloemparenchym), welches, wenn es aus engen, langen, sehr dünnwandigen Zellen besteht, auch als Cambiform (Nägeli) bezeichnet wird.

Das Parenchym, Cambiform, die Siebröhren können als Weichbast zusammengefasst werden im Gegensatz zu dem echten Bast, der zuweilen ganz fehlt (Cucurbita), in anderen Fällen aber sehr reichlich entwickelt ist (Helianthus tuberosus, Tilia) und aus langgestreckten, prosenchymatischen, faserförmigen, geschmeidigen, zähen, festen, meist stark verdickten Zellen besteht. Meist sind sie bei Dicotylen bündelweise angeordnet, nicht selten wechsellagernde Schichten mit Weichbast bildend (Weinrebe); doch kommen sie, zumal in den späteren Phloëmtheilen, welche durch das Cambium gebildet werden, auch in einzelnen Fasern vor (Kartoffelstamm und Knolle). Gewöhnlich ist bei dichtgedrängter Lagerung die Mittellamelle der Scheidewand zweier Fasern verholzt oder cuticularisirt (resistent und mit Jod sich gelb färbend), in anderen Fällen aber bildet sie eine schleimartige »Intercellularsubstanz«, in welcher die Zellen (auf dem Querschnitt) eingebettet erscheinen (z. B. Cytisus Laburnum nach Sanio, Coniferen, ganz besonders aber bei den Kryptogamen z. B. Fig. 95 *b*). So wie die Libriformfasern des Holzes können auch die echten Bastfasern des Phloems durch nachträgliche Quertheilungen gefächert sein (Vitis vinifera, Platanus occidentalis, Aesculus Hippocastanum, Pelargonium roseum, Tamarix gallica nach Sanio l. c., p. 111). So wie man die Libriformfasern des Holzes nach Isolirung durch Mazeration oft verzweigt findet, so auch die Bastfasern [1]).

Die bisher genannten Zellformen sind die gewöhnlichen und wesentlichen Bestandtheile der Fibrovasalstränge; ausserdem kommen aber, wie schon aus § 14 hervorgeht, mehr sporadisch, verschiedene andere Gewebebildungen vor, die sich besonders häufig im Phloem einnisten, so z. B. kalkdrusenführende Zellen (Lithocysten), Farbstoffzellen, Oelbehälter und andere Idioblasten, wie die gerbstoffführenden Zellreihen bei Phaseolus; die echten Milchsaftgefässe der Cichoriaceen, Campanulaceen Lobeliaceen gehören dem Phloëm, die der Papayaceen und Aroideen dem ganzen Fibrovasalstrang an; ja es kommt zuweilen vor, dass Gefässe des Xylems Milchsaft führen, wie bei Ipomaea, Argemone, Gomphocarpus, Euphorbia, Carica, Campanulaceen, Lactuca (David l. c.); ebenso wurde schon § 14 gezeigt, wie die Secretionscanäle, d. h. Oel, Harz, Gummi führende Intercellularräume bald im Phloëm, bald im Xylem, bald in beiden zugleich vorkommen.

§ 17. **Das Grundgewebe.** Mit diesem Namen bezeichne ich diejenigen Gewebemassen einer Pflanze oder eines Organes, welche nach der Anlage und Ausbildung der Hautgewebe und der Fibrovasalstränge noch übrig bleiben; das Grundgewebe besteht häufig aus dünnwandigem, mit assimilirten Nahrungsstoffen erfülltem, saftigem Parenchym; nicht selten indessen wird es dickwandig,

---

1) Es ist nicht überflüssig, hier darauf hinzuweisen, dass manche Schriftsteller sehr unzweckmässiger Weise auch gewisse Zellformen des Grundgewebes als Bast bezeichnen, wenn dieselben lang gestreckt, dickwandig, an den Enden zugespitzt oder gar verzweigt sind; consequenter Weise müsste man dann auch die Libriformfasern des Xylems Bast nennen und es leuchtet sofort ein, dass das Wort alsdann seinen wissenschaftlich bestimmten Sinn nicht mehr behält. Besonders hat man bis in die neuere Zeit die nicht selten das Hypoderm bildenden Faserzellen, die Strangscheiden der Gräser, Aroideen und Palmen, ebenso die von uns (§ 14) als Trichoblasten bezeichneten Zellen, selbst dann, wenn sie Milchsaft führen (die Milchzellen der Euphorbien z. B.), als Bastzellen bezeichnet, ein Sprachgebrauch, der durchaus zu verwerfen ist, wenn nicht abermals grosse Unsicherheit in der gegenseitigen Verständigung über die Gewebeformen und Gewebesysteme in der Botanik einreissen soll.

zuweilen nehmen einzelne Theile desselben die Form strangartiger Gebilde an, welche aus sclerenchymatischen, stark verholzten Prosenchymzellen bestehen. Ueberhaupt können im Grundgewebe ebenso wie im Hautsystem und in den Fibrovasalsträngen die verschiedensten Zellformen und Gewebeformen auftreten: ein Theil des Grundgewebes kann selbst von Anfang an im theilungsfähigen Zustand verharren, während das umgebende in Dauergewebe übergeht, oder es können bestimmte Schichten des Grundgewebes, nachdem es längst in Dauergewebe umgewandelt war, in Zelltheilung übergehen und so ein Theilungsgewebe erzeugen, aus welchem nicht nur neues Grundgewebe, sondern auch Fibrovasalstränge hervorgehen. (Aloineen).

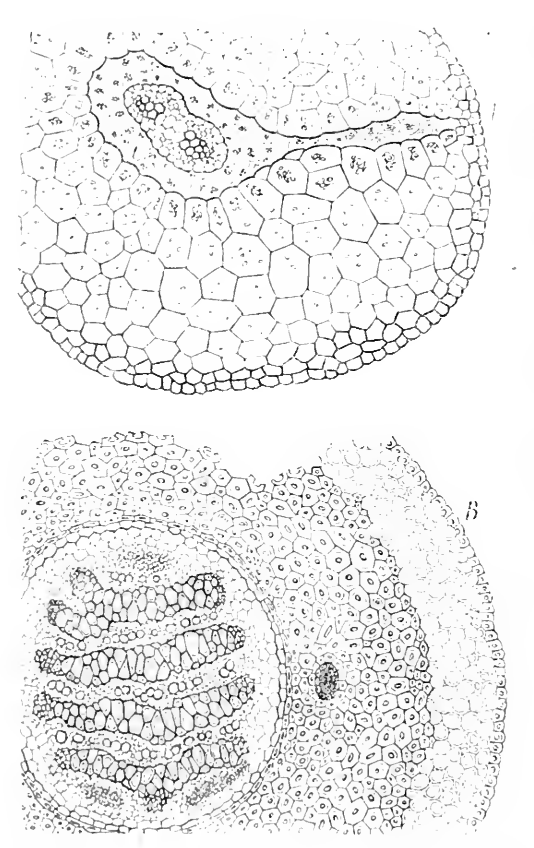



Fig. 100. *A* Querschnitt des Stammes von Selaginella denticulata: der Fibrovasalstrang ist noch nicht ganz ausgebildet; die Gefässe sind an beiden Seiten schon verholzt, im Centrum noch nicht; *l* luftführende Intercellularräume in dem den Strang umhüllenden Parenchym; gegen *b* der einem zum Blatt ausbiegenden Strange entsprechende Theil dieses Gewebes. — *B* Querschnitt des ausgebildeten Stammes von Lycopodium Chamaecyparissus; der axile Gewebecylinder besteht aus dicht gedrängten und verschmolzenen Fibrovasalsträngen; die vier Xylemtheile derselben sind ganz gesondert, sie bilden auf dem Querschnitt vier Bänder, zwischen denen und um welche herum die engeren Zellen des Phloëms sich finden; die Phloëmtheile der vier Stränge sind verschmolzen; zwischen je zwei Xylemsträngen bemerkt man eine Reihe weiterer Zellen, die Gitterzellen oder Siebröhren; die an der rechten und linken Kante jedes Xylemtheils liegenden engen Zellen sind Spiralfaserzellen (auch bei *A*). In dem dickwandigen prosenchymatischen Grundgewebe, welches den axilen Cylinder umhüllt, sieht man den dunkeln Querschnitt eines dünnen Fibrovasalstranges, der zu einem Blatt hinausbiegt; er besteht fast ausschliesslich aus langen Spiralfaserzellen (Vergr. von *A* und *B* etwa 90).

Bei den Thallophyten und vielen Muscineen ist die ganze Gewebemasse mit Ausschluss der äusseren oft als Hautgewebe entwickelten Schicht als Grundgewebe zu betrachten; hier hat aber wegen der Abwesenheit der Fibrovasalstränge diese Unterscheidung einen geringeren practischen Werth; bei den Laubmoosen mit strangartigen Bildungen im Stamm kann es zweifelhaft erscheinen, ob diese als besondere Formen des Grundgewebes oder als sehr rudimentäre Fibrovasalstränge zu betrachten sind. Die Gefässpflanzen dagegen lassen sofort die Selbständigkeit und Eigenartigkeit des Grundgewebes gegenüber dem Hautsystem und den Fibrovasalsträngen hervortreten; hier erfüllt es die Zwischenräume der Fibrovasalstränge innerhalb des von den Hautgeweben umschlossenen Raumes. Wo die Fibrovasalstränge geschlossen sind, kein Dickenwachsthum zeigen, da ist es häufig (z. B. bei vielen Farnen) das am massenhaftesten entwickelte Gewebe; wenn dagegen dichtgedrängte Fibrovasalstränge durch fortbildendes Cambium nach und nach grosse Massen von Holz- und Phloëmschichten erzeugen (Coni-

feren- und viele Dycotylenstämme und Wurzeln), da wird das Grundgewebe ein immer unbedeutenderer Theil des ganzen Organs. — Die Lagerung der Fibrovasalstränge ist bei Stämmen häufig derart, dass das Grundgewebe in eine innere, von den Strängen umschlossene Markpartie und eine äussere, die Stränge umhüllende Rindenschicht gesondert wird; da die Stränge seitlich nicht oder nur stellenweise zusammen liegen, so bleiben zwischen ihnen noch Partien des Grundgewebes liegen, welche das Mark mit der Rinde verbinden und als Markverbindungen (Markstrahlen) bezeichnet werden. Bilden die Fibrovasalmassen eines Organs einen axilen soliden Cylinder, wie in manchen Stämmen und den Wurzeln, so ist das Grundgewebe nur als Rinde entwickelt.

a) Kritisches. Der ganze Gang meiner Darstellung der Gewebesysteme erfordert die Einführung des Begriffes »Grundgewebe«[1]. Das Bedürfniss dazu war übrigens längst vorhanden, denn man sah sich oft genöthigt, bei anatomischen Darstellungen der Gesammtmasse der Gewebe, welche weder Epidermis noch Fibrovasalstränge sind, irgendwie gemeinsam zu bezeichnen; manche Schriftsteller brauchen in diesem Sinne das Wort Parenchym als Gegensatz zu den Fibrovasalsträngen und zur Epidermis; allein der Sprachgebrauch ist nicht wissenschaftlich; die Fibrovasalstränge enthalten oft auch Parenchym, und umgekehrt ist das Grundgewebe nicht immer parenchymatisch, sondern zuweilen entschieden prosenchymatisch; es kommt überhaupt hier gar nicht auf Zellformen an, sondern auf den Gegensatz verschiedener Gewebesysteme, deren jedes die verschiedensten Zellformen enthalten kann. — Etwas eingehender muss ich meine Darstellung und meinen Sprachgebrauch mit dem Nägeli's vergleichen; man könnte glauben, Nägeli's Protenchym sei synonym mit meinem Grundgewebe; das ist aber nicht der Fall; das Protenchym Nägeli's ist ein viel umfassenderer Begriff; Alles, was ich Grundgewebe nenne, ist Protenchym; aber nicht alles Protenchym ist Grundgewebe. Nägeli[2] sagt nämlich, er wolle das Urmeristem und alle Partien des Gewebes, die unmittelbar von demselben (d. h. blos durch Vermittelung von Folgemeristem, nicht aber vom Cambium) herkommen, Protenchym (= Proten), das Cambium hingegen und Alles, was direct oder indirect davon abstammt, Epenchym (= Epen) nennen. Als Nägeli diese Begriffsbestimmungen machte, hatte er es wesentlich mit einer Darstellung der Fibrovasalstränge zu thun, und es ist erklärlich, dass er bei dieser Gelegenheit Alles, was nicht zu den Fibrovasalsträngen gehört, gemeinsam unter einem Namen (Proten) bei Seite legte. Für uns aber handelt es sich um eine gleichmässige Darstellung der verschiedenen Differenzirungen der Pflanzengewebe, und es ist kein Grund vorhanden, nur den einen Gegensatz von Fibrovasal- und Nichtfibrovasalmassen (Epenchym und Protenchym) hervorzuheben, die übrigen Differenzirungen aber als minder wichtig zu betrachten; daher zerfällt für mich das Protenchym Nägeli's in drei mit seinem Epen gleichberechtigte Begriffe; zunächst ist das Urmeristem ebenso sehr den Fibrovasalmassen (Epenchym) entgegenzustellen, wie den Hautgeweben und dem Grundgewebe; denn aus dem noch indifferenten Urmeristem entstehen die drei Gewebesysteme durch Differenzirung. Man könnte nun den Begriff Proten, nachdem das Urmeristem daraus entfernt ist, auf die Hautgewebe und die Grundgewebe gleichzeitig anwenden; allein ich sehe keinen Grund, der uns nöthigte, gerade diesen Gegensatz allein hervorzuheben; die Natur zeigt vielmehr, dass die Differenzirung von Hautgeweben und Grundgeweben eine ebenso durchgreifende ist, wie die zwischen Fibrovasalsträngen und Grundgewebe. Aus dem Allen folgt nun, dass Hautgewebe, Fibrovasalstränge und Grundgewebe gleichberechtigte Begriffe sind; in jedem der drei differenzirten Gewebe finden wir die verschiedensten Zellformen, in jedem kann auch Folgemeristen entstehen: im Fibrovasalstrang ist das Cambium ein solches, die ganze junge Epidermis ist ein Bildungsgewebe in ebenso eminentem Sinne, wie das Cambium; wenn

1) Das Wort ist nicht gerade schön, es wollte sich kein besseres finden.

2) Dessen Beiträge zur wiss. Bot. Heft I, p. 4.

dieses Gefässe, Holz und Bast u. s. w. bildet, so erzeugt jene Haare, Spaltöffnungen, Stacheln u. s. w., das Phellogen, zum Hautsystem gehörig, tritt noch entschiedener als Bildungsgewebe auf; endlich kann auch im Grundgewebe ein Theil längere Zeit als Bildungsgewebe verharren, oder nachträglich ein Bildungsgewebe erzeugen (z. B. das Meristem der Dracaenenstämme, welches das Dickenwachsthum desselben vermittelt und sogar neue Fibrovasalstränge bildet)[1].

b) Beispiele. Sehr einfach und ungestört durch nachträgliche Neubildungen tritt das Verhältniss der drei Gewebesysteme in den Laubblättern der Farne und meisten Phanerogamen hervor; hier ist das Grundgewebe gewöhnlich das vorherrschende System und in verschiedenen Zellenformen entwickelt. Vereinzelte, durch Grundgewebe getrennte Fibrovasalstränge durchziehen den Blattstiel, um sich in der Blattspreite zu vertheilen; im Stiel sind sie gewöhnlich von einem weitzelligen, dünnwandigen, axil gestreckten parenchymatischen Grundgewebe umgeben, dieses bildet auch um die stärkeren Stränge der Spreite scheidenartige Umhüllungen, welche als die Nerven des Blattes auf der Unterseite hervorragen, die feineren und feinsten Aeste aber verlaufen in dem sogenannten Mesophyll, einer besonderen Form des Grundgewebes, ausgezeichnet durch den Gehalt an Chlorophyll; nicht selten zeichnen sich einzelne Zellen des Grundgewebes der Blattspreite als Idioblasten aus (z. B. die sternförmigen grossen Zellen im Blatt von Camellia japonica, die wie Pfosten aufgerichteten Zellen, auf welche die Spaltöffnungen der Hakeablätter gewissermaassen gestützt sind). Alle diese Gewebebildungen sind umhüllt von der Epidermis, nicht selten noch von hypodermalen Geweben. In den Carpellblättern der Phanerogamen findet häufig eine mannigfaltigere Differenzirung des Grundgewebes statt; ich will nur die Bildung der sogenannten Steinschalen der Drupaceen anführen; die Steinschale ist hier die innere Gewebelage desselben Blattgebildes, dessen äussere Lagen das saftige Fruchtfleisch bilden; beides ist Grundgewebe des Carpells, jenes sclerenchymatisch, dieses saftig parenchymatisch, beide von Fibrovasalsträngen durchzogen. — Ebenso klar ist das Verhältniss in den Stämmen der Farne, unter denen die Baumfarne und Pteris aquilina noch deshalb für uns von besonderm Interesse sind, weil hier das Grundgewebe in zwei verschiedenen Geweheformen auftritt; die überwiegende Masse desselben besteht z. B. bei Pteris aquilina (Fig. 91) aus einem dünnwandigen, farblosen, im Winter stärkereichen, schleimigsaftigen Parenchym, in welchem parallel mit den Fibrovasalsträngen noch fadenförmige oder bandartige Züge dickwandiger, prosenchymatischer, dunkelbrauner Sclerenchymstränge verlaufen: sie haben mit den Fibrovasalsträngen Nichts gemein, sie sind nur eine besondere Form des Grundgewebes, welches bei den Kryptogamen auch sonst oft in prosenchymatischen Formen auftritt. Die Neigung zur prosenchymatischen Ausbildung der Zellen des Grundgewebes tritt besonders auch bei den Lycopodiaceenstämmen hervor; bei Selaginella denticulata (Fig. 100 *A*) z. B. ist der axile Fibrovasalstrang von einem sehr lockeren Parenchym umgeben, welches grosse Intercellularräume bildet: dieser innerste Theil des Grundgewebes ist von einem interstitienlosen dünnwandigen Gewebe umhüllt, welches sich auf dem Längsschnitt als prosenchymatisch gebildet erweist; die Zellen sind oben und unten zugespitzt und schieben sich tief zwischen einander hinein; nach der Peripherie hin werden sie immer enger und spitzer; die äusseren sind dunkelwandig, sie bilden das allmälig in jenes Grundgewebe übergehende Hautsystem. Bei Lycopodium Chamaecyparissus (*B*) ist der aus mehreren Fibrovasalsträngen bestehende axile Cylinder umgeben von einer dicken Lage sehr verdickten Prosenchyms, die Zellen sind im jungen Stamme denen von Selaginella ähnlich, aber hier kommt später noch die enorme Verdickung zu der prosenchymatischen Form der

1) Seit dem Erscheinen der ersten Aufl. dieses Buches ist die hier aufgestellte Eintheilung der Gewebesysteme besonders von jüngeren Botanikern allgemein acceptirt worden; bei manchen Abweichungen im Einzelnen sind meine Anschauungen auch der Darstellung der Gewebeformen bei Russow (vergl. Unters. der Leitbündelkryptogamen, Petersburg 1872) zu Grunde gelegt.

Zellen des Grundgewebes hinzu; dieses ist seinerseits noch von einer Gewebslage umhüllt, deren Zellen dünnwandig und nicht prosenchymatisch sind, diese Schicht ist eine abwärts gehende Fortsetzung des Grundgewebes der Blätter, welches den Stamm überall umhüllt und selbst von einer deutlich ausgebildeten Epidermis überzogen wird.

c) Die Zellen- und Gewebeformen des Grundgewebesystems haben bisher noch nicht, wie die der Fibrovasalstränge, eine vergleichende und zusammenfassende Bearbeitung erfahren [1]. Aus dem sehr zerstreuten Material entnehme ich zur Orientirung des Anfängers Folgendes:

Abgesehen von manchen ganz speciellen Vorkommnissen, macht sich bei der Differenzirung des Grundgewebes vorwiegend die Beziehung zum echten Hautgewebe einerseits, zu den Fibrovasalsträngen andererseits geltend; gewisse Formen des Grundgewebes treten als Verstärkungen oder wenigstens als Begleiter der Hautgewebe auf und sind bereits oben als Hypoderma bezeichnet worden; andere Gewebemassen begleiten die einzelnen Fibrovasalstränge als theilweise oder ganz geschlossene Hüllen oder Scheiden, die ich ganz allgemein als Strangscheiden bezeichnen will; sodann wird gewöhnlich noch der ganze übrige Innenraum des betreffenden Organs von anderen Gewebeformen ausgefüllt, die nicht wie vorwiegend jene beiden flächen- oder schichtenförmig, sondern massig auftreten, ich will sie einfach Füllgewebe nennen.

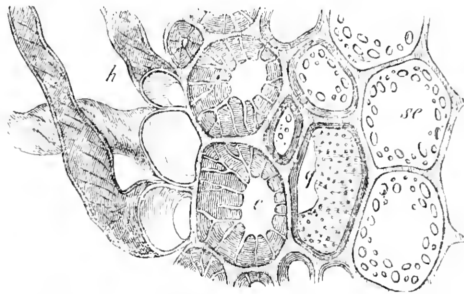



Fig. 101. Querschnitt durch den unterirdischen Stamm von Pteris aquilina. *h* Wurzelhaare; stark verdickte braunwandige Zelle unter der Epidermis, *q* eine solche tiefer liegend und weniger verdickt, es ist ein Theil der Wandung en face zu sehen; *se* stärkehaltige Zellen der tieferen Schichten, den Uebergang zu dem inneren farblosen Parenchym des Grundgewebes vermittelnd.

Jeder dieser Gewebecomplexe kann aus sehr verschiedenen Gewebeformen bestehen.

α) Das Hypoderma erscheint zuweilen als dünnwandiges, saftreiches Wassergewebe (Blätter der Tradescantien, Bromeliaceen), häufig bei den Dicotylen (Stengel und Blattstiele)

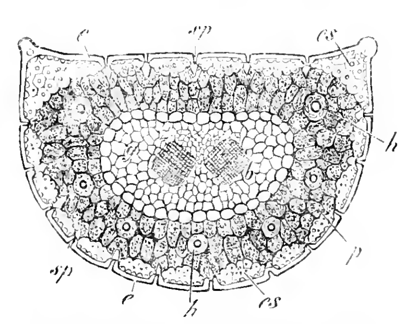



Fig. 102. Querschnitt der Nadel von Pinus Pinaster (etwa 50mal vergrössert). *e* Epidermis, *cs* hypodermale Faserstränge; *sp* Spaltöffnungen; *h* Harzgänge; *p* chlorophyllhaltiges Parenchym; *gb* farbloses inneres Gewebe, zwei Fibrovasalstränge enthaltend.

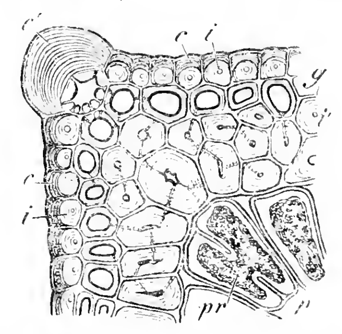



Fig. 103. Die linke Kante der vorigen Figur vergrössert (800). *c* cuticularisirte Hautschichten der Epidermiszellen, *i* innere nicht cuticularisirte Schichten derselben; *c'* sehr stark verdickte Aussenwand der an der Kante liegenden Epidermiszellen; bei *g i'* die hypodermalen Zellen; *g* die Mittellamelle, *i'* die geschichtete Verdickungsmasse; *p* chlorophyllhaltiges Parenchym; *pr* contrahirter Inhalt desselben.

besteht es aus Collenchym, dessen Zellen longitudinal gestreckt, eng, in den Kantenwinkeln mit stark quellungsfähiger Masse verdickt sind, oder das hypodermatische Grundgewebe ist

1) Diese Bemerkung ist aus der 3. Aufl. herüber genommen; seitdem hat zumal das Grundgewebe eine ausführlichere Bearbeitung durch Russow l. c. erfahren, die sich aber vorwiegend mit den verschiedenen Formen der Strangscheiden (»Kritenchym«) beschäftigt.

sclerenchymatisch entwickelt, wie im Stamm von Pteris aquilina, oder es tritt in Form dickwandiger, aber geschmeidiger Fasern auf, und zwar entweder Schichten und Stränge bildend (Stamm der Equiseten, Blatt der Coniferen, Fig. 102) oder in vereinzelten langen Fasern, die echten Bastfasern ähnlich sind (Blatt der Cycadeen). In allen diesen Fällen sind die Zellen des Hypoderms longitudinal gestreckt; wo es aber darauf ankommt, sehr resistente Lagen zu erzeugen, da strecken sich die Zellen oft senkrecht zur Oberfläche des Organs, und indem sie sich stark verdicken, bilden sie Schichten dicht zusammengeordneter Prismen, wie in der Fruchtschale der Marsilien, Pilularien, in der Samenschale der Papilionaceen; vereinzelte derartige Zellen finden sich zuweilen im Hypoderma als Begleiter der Spaltöffnungen und Athemhöhlen (z. B. Blätter von Hakea) vor.

β) Die Strangscheiden (Vaginalschichten)[1] bestehen bei vielen Monocotylen (Gräsern, Palmen, Aroideen u. a.) aus sehr dickwandigen gestreckten Zellen des Grundgewebes, welche als rings geschlossene mehrschichtige Scheide (Fig. 92) oder nur in Form eines Bündels dem einzelnen Fibrovasalstrang dicht anliegen; bei den Farnen und verwandten Kryptogamen dagegen umkleidet eine einzige, aus eigenthümlichen Zellen gebildete Schicht als dicht geschlossenes Rohr jeden einzelnen Fibrovasalstrang (Fig. 95) und ähnlich findet man es bei einzelnen Phanerogamen (Blattstiel von Menyanthes trifoliata, Hydrieleis Humboldti u. a.). — Eine ähnlich gebildete Schicht des Grundgewebes umhüllt, wie bereits p. 116 erwähnt, den fibrovasalen Axencylinder aller Wurzeln, mancher Stämme (Lycopodium, Hydrilleen, Hippuris) und trennt bei den meisten Phanerogamenstämmen mit vereinzelten (nicht axil verlaufenden) Gefässbündeln die Rinde von dem mittleren Gewebe, welches die Gefässbündel und das Mark enthält; bei den Dicotylen mit im Kreis angeordneten Strängen umläuft diese Schicht, wie Fig. 93 zeigt, die von der Rinde umschlossene Gewebemasse so, dass sie die einzelnen Fibrovasalstränge nur an ihren Phloëmtheilen berührt. Nennt man die centrale Gewebemasse der Wurzeln und Stämme Plerom, so kann diese die Rinde davon abgrenzende Schicht zweckmässig als Pleromscheide bezeichnet werden; im Rhizom vieler Monocotylen (Aroideen, Zingiberaceen, Iris, Veratrum) ist die Pleromscheide mit blossem Auge sichtbar. — Die einschichtige Strang- und Pleromscheide besteht aus meist früh verholzenden, gegen Auflösung in Schwefelsäure sehr resistenten Zellen, deren radiale Längswände und obere und untere Scheidewände durch eine eigenthümliche Faltenbildung ausgezeichnet sind, die sich in der Profilansicht der Wände als Verdickung oder als schwarzer Punct zu erkennen giebt. Nicht selten verdicken sich die inneren, dem Strang zugekehrten, sowie die radialen Längswände sehr beträchtlich, zumal bei den Farnen, wo die verdickten Wände zudem oft tief braunroth gefärbt sind.

γ) Das Füllgewebe besteht aus meist dünnwandigem, saftreichem Parenchym mit Intercellularräumen, welche allen anderen Gewebeformen fehlen; im Stamm der Lycopodiaceen und mancher anderen Kryptogamen besteht das Füllgewebe jedoch aus Prosenchym, und zwar ist dieses entweder dünnwandig, wie bei den Selaginellen, oder dickwandig, wie bei Lycopodien. Insofern das Füllgewebe parenchymatisch ist, kann es auch einfach als Parenchym des Grundgewebes oder Grundparenchym bezeichnet werden; von ihm lassen sich zwei Hauptformen unterscheiden, die jedoch durch Uebergänge verbunden sind: das farblose Parenchym nämlich, welches im Inneren saftiger, umfangreicher Stengel, Knollen, in allen Wurzeln und saftigen Früchten vorkommt, und das chlorophyllreiche Parenchym, welches die oberflächlichen Lagen unter den Hautgeweben der Stengel und Früchte bildet; in den Laubblättern erfüllt es, wenn diese dünn und zart sind, den Raum zwischen oberer

1) Der Kürze wegen ziehe ich diesen Namen dem: Gefässbündelscheide vor; das gleichbedeutende von Caspary empfohlene Wort Schutzscheide besagt mehr, als sich rechtfertigen lässt, und ist dabei mit Zischlauten so überladen, dass man es doch lieber gar nicht ausspricht. — Vergl. Caspary: Jahrb. f. wiss. Bot. I und IV p. 101 ff. — Sanio: bot. Zeitg. 1865 p. 176 ff. — Pfitzer: Jahrb. f. wiss. Bot. IV p. 297. — Van Tieghem: canaux sécréteurs Ann. des sc. nat. 1872, T. XVI.

und unterer Epidermis, sind sie sehr dick, wie z. B. die der Aloëarten, so bildet es nur die oberflächlichen Schichten, während die innere Gewebemasse farbloses Parenchym ist.

Die Hypodermschichten, Strangscheiden und Füllgewebe sind die gewöhnlichen und wesentlichen Bestandtheile des Grundgewebesystems; ausserdem finden sich hier aber, und viel häufiger als in den Fibrovasalsträngen, sporadisch auftretend eigenthümlich ausgebildete Zellen und Gewebeformationen. Von ersteren sind die meisten der in § 14 genannten Idioblasten hier zu nennen: vereinzelte mit Farbstoff, Gerbstoff, ätherischem Oel, mit Krystalldrusen erfüllte Zellen, grosse Saftschläuche u. dgl., ferner vereinzelte Steinzellen und die drot als Trichoblasten zusammengefassten verzweigten Zellen, z. B. die Spicularzellen, die inneren Haare bei Nuphar und in der Wurzel von Pilularia, im Blattstiel und Stamm der Monosterineen, ferner die Milchzellen der Euphorbien, Moreen, Asclepiadeen und Apocyneen; seltener sind dagegen im Grundgewebe echte Milchsaftgefässe, die aber in der Rinde vieler Liliaceen durch Hanstein's Schlauchgefässe ersetzt werden (vergl. § 14). Von complicirteren Gewebebildungen sind als gelegentliche Bestandtheile des Grundgewebes zu nennen echte (zusammengesetzte) Drüsen, und häufiger als diese Secretionscanäle, welche Gummi, Harz, ätherisches Oel, selbst Milchsaft (Alisma, Rhus) führen. Eine sehr häufige Erscheinung sind ferner Nester oder Schichten von Steinzellen (zumal in der Rinde vieler Holzpflanzen, im saftigen Birnenfleisch) und Schichten, Stränge oder Bänder von braunwandigem Sclerenchym (bei Baumfarnen, Pteris aquilina); auf das die Steinkerne der pflaumenartigen Früchte darstellende Sclerenchym wurde ebenfalls schon als auf eine Form des Grundgewebes aufmerksam gemacht; den natürlichen Gegensatz dazu bildet die Pulpa, das Fruchtfleisch der Beeren und mancher Steinfrüchte.

**§ 18. Das nachträgliche Dickenwachsthum der Stämme und Wurzeln** [1]. Während der Zeit, wo die jüngeren Theile der Stämme und Zweige noch in die Länge wachsen, nehmen sie auch an Umfang zu, indem die aus dem Urmeristem durch Differenzirung entstehenden Gewebe sich nicht nur parallel der Wachsthumsaxe, sondern auch in radialer und tangentialer Richtung ausdehnen. Die Wurzeln erreichen schon sehr früh, unmittelbar hinter dem Vegetationspunct, den Umfang, den sie dann bis zur Beendigung ihres Längenwachsthums beibehalten.

Nicht selten wird diese das Längenwachsthum begleitende oder es auch kurze Zeit überdauernde Umfangszunahme der Stämme vorwiegend durch Ausdehnung der äusseren Gewebeschichten in Richtung der Peripherie bewirkt, während die Ausdehnung des Markes in radialer Richtung nicht gleichen Schritt damit hält; das Mark zerreisst daher, der Stengel wird hohl, oft so, dass die feste Wand einen nur sehr dünnen Hohlcylinder darstellt. Auf diese Art entstehen die hohlen Stengel der Schachtelhalme, Gräser, mancher Alliumarten, vieler Dicotylen (z. B. Umbelliferen, Dipsacus, Taraxacum u. a.). Bei mehrgliedrigen hohlen Stengeln liegt an jeder Blattinsertion innen ein Diaphragma festen, von Fibrovasalsträngen durchzogenen Gewebes.

---

1) Nägeli: über das Wachsthum des Stammes und der Wurzel in dessen Beiträgen zur wiss. Bot. Leipzig 1858, Heft I. — Sanio: bot. Zeitg. 1865, p. 165 ff. — Millardet: sur l'anat. et le développement du corps ligneux dans le genre Yucca et Dracaena (mem. de la société impér. des sc. nat. de Cherbourg XI 1865. — Ueber abnorme Holzbildungen bei Dicotylen vergl. Crüger: bot. Zeitg. 1850 und 1851; Nägeli: Dickenwachsth. des Stengels u. s. w. bei den Sapindaceen, München 1864; Eichler: über Menispermaceen in Denkschr. der k. bayer. bot. Gesellsch. zu Regensburg 1864, Bd. V. — Sanio: bot. Zeitg. 1864, p. 193 ff. — Askenasy: bot.-morph. Studien, Dissertation, Frankfurt a. M. 1872. — Ueber Dickenwachsth. der Wurzeln Ph. van Tieghem in récherches sur la symmetrie etc. (Ann. des sc. nat. 5e Serie T. XIII.).

Bei den jetzt lebenden [1] Kryptogamen und den meisten Monocotylen behält nun jede Wurzel und jeder Stengeltheil den Umfang, den er während seines Längenwachsthums gewonnen hat; auch bei hohem Alter findet keine weitere Dickenzunahme statt. Wenn bei diesen Pflanzen die Stämme älterer Exemplare weit umfangreicher sind als die der Keimpflanzen, so ist dies Folge des Umstands, dass das in der Blätterknospe enthaltene Stammende, indem es sich verlängert, auch immerfort an Umfang gewinnt, so dass immer dickere Stammtheile aus der Knospe hervorgehen, bis endlich ein stationärer Zustand erreicht wird, wo der Stamm cylindrisch weiter wächst; in diesem Fall, wie bei den Palmen, Farnen, dickstämmigen Gräsern, Aroideen u. s. w., kann der Stamm schon während seines früheren Jugendzustands, in und unterhalb der Knospe eine sehr beträchtliche Dicke erreichen, ohne dass er im Stande wäre, später noch weiter an Umfang zuzunehmen. Ebenso sind die neu hervorbrechenden Wurzeln um so dicker, je höher oben am Stamm sie entstehen, und bei Pandanus können auf diese Weise armsdicke Wurzeln ohne nachträgliches Dickenwachsthum (?) sich bilden.

Ganz anderen Vorgängen verdanken dagegen die dicken Stämme und Wurzeln der Gymnospermen und Dicotylen, so wie die der baumartigen Liliaceen ihren beträchtlichen Umfang. Nach Beendigung seines Längenwachsthums ist jeder Theil derselben dünn, meist nur einige Millimeter, seltener 1 bis 2 Ctm. dick; nach einigen Monaten oder Jahren aber sind dieselben Theile viel dicker geworden: der 2—3 Mill. dicke Keimstengel einer Sonnrose kann nach 2—3 Monaten an derselben Stelle 2—3 Centimeter, der anfangs ebenso dicke Keimstengel einer Eiche nach 100 Jahren 40—60 Ctm. dick sein. Da die Verdickung mit dem Alter jedes Querschnittes fortschreitet, so sind die ältesten, also untersten Querschnitte des aufrechten Stammes die dicksten und von hier aus nimmt der Umfang nach dem Gipfel des Baumes hin ab, wie zumal an den schlank konischen Stämmen der Tannen deutlich zu sehen ist. Hier ist der Stamm der älteren Pflanzen ein auf der Basis stehender Kegel, bei den Monocotylen und Kryptogamen dagegen ein auf seiner Spitze stehender (letzteres sehr deutlich bei den kletternden grossen Aroideen): hier ist jeder Stammtheil anfangs dünn, später wird er immer dicker; bei den Monocotylen und Kryptogamen dagegen bleibt jeder Stammtheil so dick, wie er bei Beendigung seines Längenwachsthums war, die Dickenzunahme des ganzen Stammes erfolgt am oberen Ende durch Erstarkung der Knospe.

Diese nach beendigtem Längenwachsthum der Organe eintretende und dann gewöhnlich während ihres ganzen Lebens fortdauernde Umfangszunahme wollen wir im Gegensatz zu jener Erstarkung des Knospenendes als das n a c h t r ä g l i c h e Dickenwachsthum bezeichnen. Es wird immer dadurch bewirkt, dass eine innere Gewebeschicht theilungsfähig bleibt und beständig neue Gewebeschichten erzeugt, die sich concentrisch auf einander ablagern. Die Art und Weise nun, wie das Meristem selbst entsteht und wie aus ihm die s e c u n d ä r e n Gewebeschichten hervorgehen, ist je nach der Natur der betreffenden Pflanzen sehr verschieden; doch lassen sich drei Typen erkennen [2], denen die zahlreichen Variationen des Dickenwachsths umuntergeordnet werden können: nämlich:

1) Bei den Lycopodiaceen der Steinkohlenperiode hat Williamson neuerdings ein nachträgliches Dickenwachsthum nachgewiesen; einen Nachklang desselben finden wir im Stamm von Isoetes (vergl. Buch II).

2) Einem vierten Typus würde das Dickenwachsthum der vorweltlichen Lycopodiaceen (s. oben) folgen; doch lässt sich gegenwärtig noch wenig Sicheres in Kürze darüber sagen.

Typus der baumartigen Liliaceen: die innerste primäre Rindenschicht bildet ein Meristem, in welchem immerfort neue geschlossene Fibrovasalstränge (die unter einander netzartig anastomosiren) entstehen, während das zwischenliegende Gewebe sich als secundäres Grundgewebe ausbildet.

Typus der normalen Gymnospermen und Dicotyledonen: die im Kreis gestellten Gefässbündel des Stammes sind offene, das zwischen Phloëm und Xylem jedes Bündels liegende Theilungsgewebe überbrückt auch die Markverbindungen, d. h. diejenigen Theile des Grundgewebes, welche zwischen je zwei benachbarten Strängen liegen. So entsteht ein geschlossener Meristemring, den wir nach altem Sprachgebrauch und zum Unterschied von dem bei dem vorigen Typus thätigen, als Cambiumring bezeichnen. Während bei dem vorigen Typus neue Gefässbündel in dem Meristemring (neben Grundgewebe) entstehen, läuft hier der Meristemring, d. h. die Cambiumschicht durch die primären Gefässbündel, deren Phloëm nun auf der Aussen-, deren Xylem auf der Innenseite des Cambiums liegt. Das Dickenwachsthum besteht darin, dass aus dem Cambiumring auf der Innenseite beständig neues secundäres Holz, auf der Aussenseite neues Phloëm (secundäre Rinde) gebildet wird.

Typus der Wurzeln (der Gymnospermen und Dicotylen): in dem axilen Fibrovasalkörper, dem Pleromstrang, liegen, wie erwähnt, abwechselnd Gruppen von Gefässen (Xylem) und Phloëmstränge peripherisch neben einander: auf der Innenseite jedes der letzteren entsteht eine Cambiumschicht, welche auf der Innenseite secundäres Xylem, auf der Aussenseite Phloëm erzeugt; auf der Aussenseite der primären Gefässgruppen des axilen Stranges bildet sich ebenfalls Meristem, welches entweder nur secundäres Grundgewebe erzeugt, oder mit den erwähnten Cambiumschichten zu einem vollständigen Cambiumringe zusammenschliesst, aus welchem nun überall nach Innen Xylem, nach aussen Ploëm hervorgeht. Jeder dieser drei Typen mag nun an einem Beispiel ausführlicher erläutert werden, indem wir die Nennung der wichtigeren Abweichungen zumal vom 2. Typus auf den Anhang zu diesem Paragraphen verschieben.

1) Den Typus der baumartigen Liliaceen finden wir in den Gattungen Dracaena, Aletris (Calodracon), Yucca, Aloë, Lomatophyllum, Beaucarnea vertreten. In botanischen Sammlungen findet man die alten Stämme dieser Pflanzen häufig in der Art verwest, dass innerhalb der dünnen Peridermschicht das ganze parenchymatische Grundgewebe vollständig verschwunden ist, die Fibrovasalstränge vollständig erhalten sind. Spaltet man einen solchen Stamm der Länge nach, so findet man, dass in der Mitte ganz isolirte Stränge wie bei allen Monocotylen verlaufen; jeder Strang beginnt unten an der Peripherie des Stammes; indem er aufsteigt, dringt er bis zur Mitte desselben nach innen vor und wendet sich dann wieder auswärts, um endlich mit seinem oberen Ende in ein Blatt hinaus zu treten. Vermöge dieses Verlaufs kreuzen sich die Stränge, bilden eine lockere, aus dünnen isolirten Fäden bestehende Masse, die aber von einer mehr oder minder dicken Schicht holziger, dichterer Substanz rings umgeben ist; diese holzige Substanz bildet einen Hohlcylinder, der an den verwesten Stämmen von der Peridermschicht ganz getrennt und von ihr locker umhüllt ist. — Die isolirten Fäden im Inneren sind nun die primären, schon während des Längenwachsthums entstandenen Fibrovasalstränge (eigentlich nur die unteren Enden = Blattspuren derselben, da die oberen Enden in die Blätter

ausbiegen; der holzige Hohlcylinder, der sie sämmtlich umhüllt, besteht dagegen aus den secundären, durch das Dickenwachsthum entstandenen Fibrovasalsträngen, welche, dicht gedrängt, unter einander vielfach sowohl in tangentialer als radialer Richtung anastomosiren und so eine mehr oder minder compacte oder schwammige Masse darstellen, deren wahre Natur zumal bei Beaucarnea und Aloë ohne weiteres zu erkennen ist. — Die Entwickelungsgeschichte derartiger Stämme ist folgende: im Urmeristem der Stammspitze bilden sich die isolirten Fibrovasalstränge (die wir bei den alten Exemplaren im Inneren vorfinden), zwischen denen alles übrige Gewebe in primäres Grundgewebe übergeht; eine nicht sehr dicke Schicht dieses letzteren bildet die primäre Rinde; erst nach längerer Zeit, bei Aletris fragrans etwa 4—5 Ctm., bei Dracaena reflexa 17—20 Ctm. unter der Stammspitze beginnt in einer der Zellschichten des Grundgewebes, welche die äusseren Fibrovasalstrange unmittelbar umgeben, von Neuem die Bildung eines Meristems (Folgemeristem); die betreffenden Dauerzellen theilen sich wiederholt durch tangentiale, später zuweilen durch radiale Wände; es entsteht (im Querschnitt gesehen) ein Gürtel von Meristem (Fig. 104 *x*), dessen Zellen in radiale Reihen geordnet sind. In diesem Meristem werden neue Fibrovasalstränge erzeugt, indem eine, zwei oder mehr benachbarte Zellen (des Querschnitts) sich durch verschieden gestellte Längswände wiederholt theilen; aus den so entstandenen Procambiumsträngen gehen unmittelbar die Fibrovasalstränge hervor, indem die Procambiumzellen sich in Fibrovasalgewebe [1]) umwandeln. — Das dazwischen liegende Meristem geht ebenfalls in Dauergewebe über und zwar in derbwandiges Parenchym, welches nun das secundäre Grundgewebe zwischen den secundären Strängen darstellt. Indem die nach innen gekehrten Zellen des Verdickungsringes centrifugal fortschreitend in Dauergewebe übergehen, während die äusseren sich wiederholt theilen, bewegt sich der ganze Ring, an Umfang gewinnend, centrifugal fort und lässt die neuen Stränge und Parenchymzellen zurück. — Bei Yucca fand Millardet

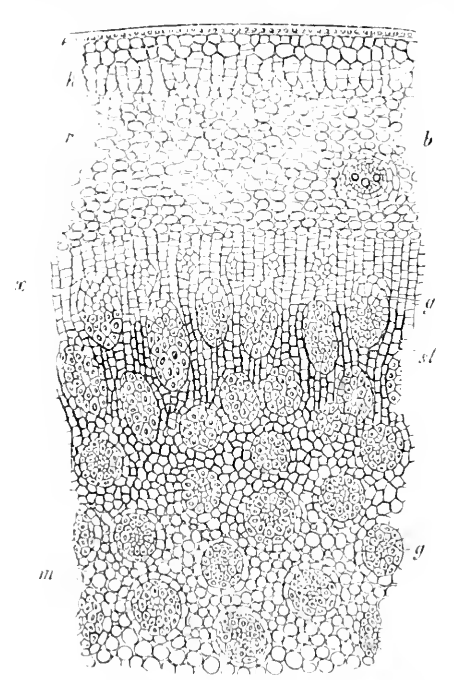



Fig. 104. Theil des Querschnitts eines etwa 13 Mili. dicken und 1 Meter hohen Stammes von Dracaena (wahrscheinlich reflexa), etwa 20 Ctm. unter dem Gipfel. *e* Epidermis, *k* Kork (Periderm), *r* Rindentheil des Grundgewebes, *b* Querschnitt eines Fibrovasalstranges, der zu einem Blatt hinausbiegt; *m* das primäre Grundgewebe (Mark), *g* die primären Stränge; *x* der Meristemgürtel, in welchem noch sehr junge Fibrovasalstrange zu sehen sind, während ältere *g* schon halb oder ganz aus ihm herausgetreten sind, da sich sein innerer Theil in strahlenartig geordnetes Grundgewebe *st* umwandelt.

1) Es scheint jedoch, dass die dickwandigen, verholzten Zellen am Umfang eines jeden Stranges gar nicht zu diesem selbst, sondern zum secundären Grundgewebe gehören, dass sie also nur sclerenchymatische Strangscheiden darstellen, während die von ihnen umhüllten Stränge selbst sehr dünn sind.

die Entstehung des Meristemringes schon 3 Mill. unterhalb der Stammspitze; bei Calodracon (Cordyline) Jacquini stammt nach Nägeli der Meristemring unmittelbar vom Urmeristem der Stammspitze ab, in dem diese Schicht theilungsfähig bleibt, wenn die primären Stränge und das primäre Grundgewebe sich aus dem Urmeristem differenziren.

2) Der Typus der normalen Gymnospermen- und Dicotylenstämme mag an Fig. 105 erläutert werden, die, abgesehen von manchen Nebenumständen (z. B. 6 Fibrovasalstränge, statt 8), den Vorgang des Dickenwachsthums an dem hypocotylen Stammglied von Ricinus communis schematisch vereinfacht darstellt. — Wir beginnen unsere Betrachtung mit der Zeit, wo im Keimstengel sich die Fibrovasalstränge (auch hier die unteren Fortsetzungen derselben Stränge, die oben in die ersten Blätter [Cotyledonen] ausbiegen) soeben deutlich differenzirt haben: sie liegen, im Querschnitt gesehen Fig. 105 *A*, in einen Kreis geordnet und verlaufen unter sich und mit der Oberfläche des Stengels parallel. Durch den Kreis der Fibrovasalstränge ist das primäre Grundgewebe in Mark *M* und in Rinde *R* gesondert, beide jedoch durch breite Streifen von Grundgewebe verbunden, welche zwischen den Strängen liegen und als Markverbindungen bezeichnet werden. — Jeder der collateralen Stränge besteht aus einem äusseren Phloëmtheil *p* und einem inneren Xylemtheil *x*; zwischen beiden liegt eine Cambiumschicht. Die nächste Veränderung besteht nun darin, dass sich die bis jetzt nur in den Strängen liegenden Cambiumstreifen zu einem geschlossenen Ring Fig. 105 *B* vereinigen, indem zwischen je zwei benachbarten Strängen durch Theilungen in der entsprechenden Schicht der Markverbindungen Meristem entsteht, worüber Fig. 93 p. 113, welche sich auf dieses Entwickelungsstadium bezieht, genauere Auskunft giebt.

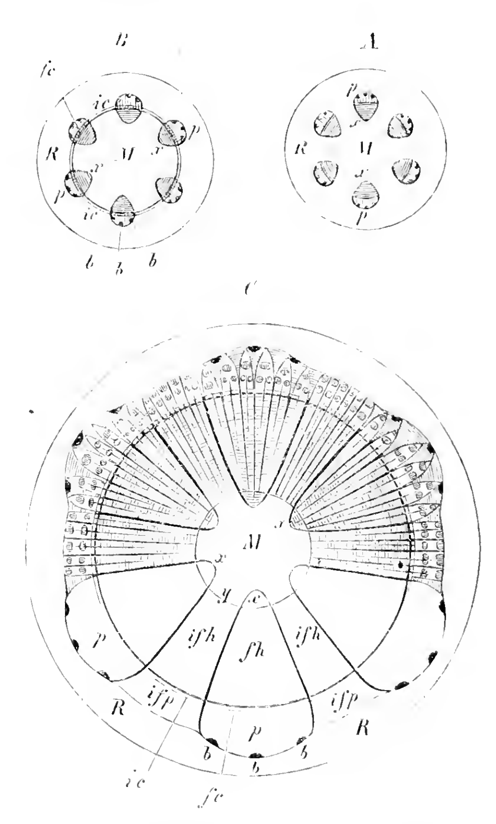



Fig. 105. Schema für das nachträgliche Dickenwachsthum eines normalen Dicotylenstammes; vergl. den Text.

Obwohl ein wesentlicher Unterschied zwischen diesem Theil des Cambiumringes und dem in den Strängen selbst liegenden nicht besteht, wollen wir beide doch des Folgenden wegen unterscheiden, indem wir das in den Strängen liegende Cambium als Fasciculareambium (*B*, *fc*), das zwischen ihnen liegende aber als Interfasciculareambium (*B*, *ic*) bezeichnen. Zur weiteren Orientirung sei sogleich noch darauf hingewiesen, dass im Phloëmtheil jedes Stranges je drei

kleine Gruppen von echten Bastfasern liegen, die in der Fig. bei *bbb* nur als schwarze Puncte bezeichnet sind.

Der ganze geschlossene Cambiumring beginnt nun seine Thätigkeit; er besteht aus radial angeordneten Zellenreihen: in jeder dieser Reihen bilden sich die auf der Innenseite liegenden Zellen zu Elementen des secundären Xylems, die auf der Aussenseite liegenden zu Elementen des secundären Phloëms aus, während eine mittlere Schicht der Cambiumzellen immer theilungsfähig bleibt und so das Material zu fortgesetzter Bildung von secundärem Phloëm und Xylem liefert. Auf diese Weise gewinnt der Keimstengel in einigen Wochen beträchtlich an Umfang und an Festigkeit, indem sich ein Hohlcylinder von secundärem Holz bildet, umgeben von einer Schicht secundärer Rinde; unter letzterem Ausdruck versteht man hier alle aus dem Cambiumring entstandenen Phloëmschichten. Fig. 105 *C* zeigt den Querschnitt des seit einiger Zeit in die Dicke gewachsenen hypocotylen Stengelgliedes der Keimpflanze: durch die Einlagerung der secundären oder Verdickungsgewebe ist die primäre Rinde *R* genöthigt worden, in peripherischer Richtung zu wachsen, ihre Zellen dehnen sich (gleich denen der Epidermis) tangential aus und theilen sich durch radiale Längswände. Um diese Zeit gelingt es noch, die verschiedenen Theile des secundären Gewebes auf ihren Ursprung zurückzuführen; man erkennt noch die ursprünglichen Xylemtheile der Stränge *x*, welche vor dem Dickenwachsthum bereits ausgebildet waren: sie erscheinen jetzt als Vorsprünge des Holzkörpers in das Mark hinein und werden zusammen als M a r k k r o n e *xxx* bezeichnet. Schon etwas schwieriger ist es, die ursprünglichen Phloëmtheile der Stränge zu erkennen; doch hilft uns die Lagerung der erwähnten Gruppen von echten Bastfasern *bbb* auf den rechten Weg: sie sind noch unverändert, aber viel weiter auseinander gerückt, weil der zwischenliegende Weichbast sich in peripherischer Richtung verbreitert hat, um dem Andrang der secundären Gewebe von innen her folgen zu können; auch hat der radiale Durchmesser jedes Phloëmtheils (*p*) zugenommen, indem secundäre Schichten, aus dem Fasciculareambium gebildet, sich dem primären Phloëm von innen her angelagert haben. Der primäre Holztheil *x* eines jeden Fibrovasalstranges ist von seinem zugehörigen Phloëmtheil *p* jetzt durch eine dicke Lage secundären Holzes *fh* getrennt, welches sich durch die Thätigkeit des Fascicularcambiums zwischen beide eingeschoben hat; wir wollen diese Theile des ganzen Holzkörpers als Fascicularholz von denjenigen als Interfascicularholz unterscheiden, die sich aus dem Interfasciculareambium gebildet haben und in Fig. *C* mit *ifh* bezeichnet sind; jedem derselben entspricht aussen eine Lage von interfascicularem Phloëm *ifp*. Der ganze secundäre Holzkörper besteht also aus Fascicular- und Interfascicularholz, der ganze secundäre Phloëmkörper (die secundäre Rinde) ebenfalls aus fascicularen und interfascicularen Theilen. Dem interfascicularen Holz fehlt innen an der Markseite das primäre Xylem, dem interfascicularen Phloëm fehlt der primäre echte Bast.

Gehen wir nun auf die Elementargebilde über, aus denen die secundären oder Verdickungsgewebe zusammengesetzt sind, so ist zunächst zu beachten, dass in dieser Beziehung die interfascicularen Bildungen den fascicularen gleich sind. Die ganze secundäre Holzmasse besteht (abgesehen von den Spiegelfasern oder dem Strahlengewebe) bei den Coniferen aus gehöft getüpfelten Tracheïden (Fig. 23), bei den Dicotylen aus Holzprosenchym, Holzparenchym und kurz-

gliedrigen getüpfelten Gefässen; im secundären Holz werden nämlich keine Ring-, Spiral- und Netzgefässe gebildet, diese entstehen nur in den ursprünglichen Xylemtheilen der Stränge, finden sich jetzt also nur in der Markkrone vor hier auch bei den Gymnospermen); da diese während des Längenwachsthums entstanden sind, haben sie eine viel beträchtlichere Länge als die secundären Elemente. — Die secundäre Rinde besteht aus Phloëmparenchym, Siebröhren und zuweilen aus echten Bastfasern, die jedoch häufig fehlen. — Die Art, wie sich die secundären Gewebe aus den genannten Elementen zusammensetzen, ist je nach der Pflanzenart sehr verschieden und hier für uns von untergeordneter Bedeutung.

Die eben genannten Elemente des secundären Holzes, wie der secundären Rinde sind gleich denen des primären Xylems und Phloëms in Richtung der Längsaxe gestreckt. Ausserdem kommen in den Verdickungsgeweben jedoch noch horizontal (d. h. quer zur Längsaxe) und radial gelagerte Elemente vor, aus denen das Strahlengewebe besteht. Man sieht in Fig. 105 *C* das secundäre Holz und die secundäre Rinde von radial gestellten schwarzen Linien durchsetzt und bemerkt, dass die einen alle secundären Schichten ihrer ganzen Dicke nach durchsetzen, während andere mitten im secundären Holz beginnen und im secundären Phloëm aufhören; jene sind die zuerst entstandenen, diese später und in immer zunehmender Zahl gebildet. Jede dieser Linien stellt in unserer Fig. *C* einen Strahl von horizontal gelagerten parenchymatischen Gewebselementen vor; jeder Strahl läuft, wie man sieht, ununterbrochen aus dem Holz durch das Cambium in die secundäre Rinde; soweit er im Holz verläuft, heisst er Holzstrahl oder Spiegelfaser[1]), seine Fortsetzung in der secundären Rinde wird Rindenstrahl oder Phloëmstrahl genannt. — Durch die Strahlen wird das secundäre Gewebe in longitudinaler und radialer Richtung gewissermassen zerklüftet und in auf dem Querschnitt keilförmige Bündel gespalten, die um so zahlreicher werden, je mehr der Cambiumring an Umfang gewinnt. Der einzelne Strahl durchsetzt jedoch keineswegs den secundären Gewebekörper seiner ganzen Länge nach, sondern er hat in Richtung der Längsaxe des Stammes nur eine gewisse meist unbeträchtliche Höhe; spaltet man den verdickten Stamm in radialer Richtung, so sieht man die Strahlen en face, sie erscheinen bei vielen dichten Hölzern als spiegelnde Bänder, die von innen nach aussen das faserige Holzgewebe durchsetzen; auf dem Tangentialschnitt erscheinen sie wie Keile, die in die Grundmasse des Holzes eingetrieben sind. Jeder Strahl ist oben und unten (in Richtung der Wachsthumsaxe) schneidig, dünn, in der Mitte seiner Höhe meist dicker (zuweilen aus vielen Zellschichten zusammengesetzt) wie auch Fig. 97 zeigt; dies und die Lagerung der Strahlen bewirkt, dass die longitudinal gestreckten Elemente des Holzes und der secundären Rinde mehr oder minder hin- und hergebogen sind; denkt man sich die Strahlen ganz hinweg, so besteht das ganze Verdickungsgewebe aus Bündeln, welche leere Maschen umlaufen, ober- und unterhalb deren sie in tangentialer Richtung anastomosiren. Man kann sich davon eine ganz deutliche Anschauung verschaffen, wenn man ein Band von gewöhnlichem Lindenbast betrachtet oder Stämme mit weichem Strahlengewebe ausfaulen lässt (z. B. solche von Brassica oleracea u. a.).

---

1) Das Wort Markstrahl sollte man hier ganz vermeiden, da die meisten Strahlen weder mit dem Mark zusammenhängen, noch die Beschaffenheit desselben haben.

Wie die longitudinal gestreckten Elemente des secundären Holzes und der secundären Rinde aus longitudinal gestreckten Cambiumzellen entstehen, so bilden sich die Strahlen aus Cambiumzellen, welche in radialer Richtung quer zur Längsaxe gestreckt sind und in diesem Sinne reihenweise hintereinander liegen. Im Holz sind die Zellen des Strahlengewebes meist verholzt, zuweilen sehr festwandig (wie bei der Rothbuche, wo sie nach dem Ausfaulen des Holzes allein übrig bleiben) und erscheinen dann geradezu als Bestandtheile des Holzkörpers, oft bleiben sie dagegen dünnwandig, unverholzt, saftig, von dem eigentlichen Holzgewebe verschieden. — Die Rindenstrahlen sind gewöhnlich dünnwandig parenchymatisch und an ihren äusseren Enden, wo sie in die primäre Rinde übergehen, werden sie nicht selten durch die Umfangszunahme des Stammes veranlasst, sich in peripherischer Richtung zu dehnen und durch radiale Längswände zu theilen, wodurch die zwischen ihnen liegenden Phloëmbündel immer weiter auseinander rücken (Fig. 105, *C*).

Im Wesentlichen ist mit dem bereits Gesagten die Theorie des Dickenwachsthums der Gymnospermen- und Dicotylenstämme erschöpft. Die Bildung neuer Holz- und secundärer Rindenschichten aus dem Cambium, die wir hier einstweilen nur in der ersten Vegetationsperiode verfolgt haben, setzt sich aber bei ausdauernden Pflanzen in jeder Vegetationsperiode fort; der Holzkörper und die secundäre Rinde wird also immer dicker, gewöhnlich ist dabei der Zuwachs des Holzkörpers viel beträchtlicher als der der Rinde. Eher oder später entsteht nun in der primären Rinde des sich verdickenden Stammes Periderm, welches zuweilen wie bei der Roth- und Weissbuche, der Birke, der Korkeiche u. a. der Umfangszunahme des Stammes folgt und diesen als continuirliche Korkhülle umkleidet. Gewöhnlich aber bildet sich Borke, d. h. Korklamellen schneiden schuppenförmige Stücke der primären, dann auch der secundären Rinde heraus, die dann vertrocknen und, sich auf der Oberfläche anhäufend, die Borkeschicht (wie bei der Kiefer, Eiche) bilden oder aber periodisch abfallen, wie bei der Platane. Durch die Borkebildung wird also zunächst die ganze primäre Rinde beseitigt; abgesehen von dem Mark und der Markkrone, besteht dann der verdickte Stamm nur noch aus secundären Gewebemassen, die sämmtlich aus dem Cambium hervorgegangen sind; aber auch von der secundären Rinde bleibt gewöhnlich nur die innere jüngere Schicht lebendig, da die äusseren Schichten eher oder später in die Borkebildung hineingezogen werden.

Bei den tropischen Holzpflanzen sind an dem Quer- oder Längsschnitt des mehrjährigen Holzkörpers die in den aufeinander folgenden Jahren erzeugten Holzzuwachse gewöhnlich nicht von einander zu unterscheiden, die Holzmasse ist homogen. Wenn die Holzpflanzen dagegen in einem Klima wachsen, wo ihre Vegetationsperioden durch einen längeren kalten oder nassen Winter unterbrochen sind, wie es bei unseren einheimischen der Fall ist, so erkennt man die jährlich gebildeten Holzzuwachse als scharf und deutlich von einander abgegrenzte concentrische Schichten, die man als Jahresringe bezeichnet. Die Abgrenzung derselben wird dadurch bewirkt, dass das jedesmal im Frühjahr gebildete Holz lockerer ist als das im Hochsommer (oder Herbst) gebildete sog. Herbstholz. Jeder Jahresring besteht also innen aus lockerem, aussen aus dichterem Holz, die ziemlich allmälig in einander ohne scharfe Grenze übergehen; während dagegen das dichte Herbstholz des vorhergehenden Ringes von dem lockeren Frühjahrsholz des fol-

genden sehr scharf und ohne Uebergang abgegrenzt ist. — Bei den Coniferen wird der Unterschied von lockerem Frühlings- und dichtem Herbstholz allein dadurch hervorgebracht, dass bei jenem die Tracheïden grössere, zumal in radialer Richtung ausgedehntere Lumina haben, während das später und zumal das am Ende der Vegetationsperiode gebildete Holz aus engeren, zumal in Richtung des Radius verengten Zellen besteht; das Frühjahrsholz enthält also bei gleichem Volumen mehr Hohlraum als das Herbstholz und ist daher lockerer. In demselben Sinne wirkt es, wenn die Wände der später gebildeten Holzzellen dicker sind. — Bei den Dicotylen kommt zu diesem auch hier vorhandenen Unterschied noch der, dass das im Frühjahr gebildete Holz auch reicher an weiten getüpfelten Gefässen ist, welche im Herbstholz seltener sind oder auch ganz fehlen.

Die Ursache der Jahrringbildung liegt, wie ich zuerst vermuthet habe und dann von de Vries experimentell bestätigt worden ist, in dem mit der Jahreszeit wechselnden Druck, den die Rinde, zumal die Borke auf das Cambium und junge Holz ausübt, wie im III. Buch § 16 ausführlicher gezeigt wird.

Bei den meisten (nicht allen) Hölzern, gleichgiltig ob sie Jahrringe zeigen oder nicht, unterscheidet man, wenn die Stämme hinreichend dick geworden sind, das sog. Kernholz von dem Splint. Jenes besteht aus den älteren inneren Holzschichten und ist dunkel (braun, roth, gelb, schwarz) gefärbt und fester, dichter; der Splint, aus den letzten Jahreszuwachsen bestehend, bildet um diesen Kern eine helle, weisse, mehr weiche und lockere Hülle. Die inneren Schichten des Splintes werden, indem das Cambium aussen neue Holzlagen absetzt, nach und nach in Kernholz umgewandelt, indem die Zellwände sich dunkel färben, mit Harz, Farbstoffen u. s. w. durchtränken. Sehr augenfällig und scharf abgegrenzt ist der Unterschied von Kernholz und Splint z. B. bei Quercus robur, Juglans nigra, Prunus cerasus, Ulmus campestris, Robinia Pseudo-Acacia, dem Pockholz (Guajacum officinale), dem Blauholz (Haematoxylon campechianum), dem Rothholz (Brasilienholz, Caesalpinia echinata) u. v. a. Dagegen unterbleibt die Kernholzbildung z. B. bei der Tanne (Abies pectinata), Kiefer (Pinus silvestris), der Linde (Tilia parvifolia und grandifolia), bei Paulownia imperialis u. a.

3) Das nachträgliche Dickenwachsthum der Wurzeln bei Gymnospermen und Dicotylen unterscheidet sich von dem ihrer Stämme eigentlich nur durch das erste Zustandekommen des Cambiumringes, und dies ist nur deshalb der Fall, weil in den Wurzeln das Phloëm nicht radial ausserhalb der Xylemstränge liegt, sondern mit diesen am Umkreis des axilen Fibrovasalkörpers abwechselnd gelagert ist. Ist das Cambium entstanden, so arbeitet es später ganz ähnlich, wie im Stamm.

Betrachten wir den Vorgang zunächst bei einer gleich anfangs dickeren Wurzel, welche im Centrum ihres axilen Fibrovasalkörpers (des Pleroms) ein echtes Mark einschliesst, wie es bei vielen Hauptwurzeln, wenigstens im oberen dickeren Theil derselben, der Fall ist. Einen Querschnitt durch diesen letzteren von Phaseolus multiflorus zeigt Fig. 106 zu der Zeit, wo eben das Cambium sich gebildet und seine Arbeit begonnen hat: *s* ist die zum Grundgewebe gehörige Strang- oder Pleromscheide, welche die äusserste Schicht des Pleroms *pc*, das Pericambium, unmittelbar umschliesst. Innerhalb derselben bemerkt man die vier primären Gefässgruppen, deren älteste engste Gefässe *p* am Umfang liegen, während die jüngeren, aber weiteren *gg* an das Mark *M* grenzen. In dem Zwischen-

raum zwischen je zwei Gefässgruppen liegt hier ein breites Phloëmbündel *b, b*, welches echte Bastfasern besitzt. Die hier genannten Theile sind während des Längenwachsthums entstanden; dieses hat zu der Zeit, wo unser Querschnitt genommen wurde, bereits seit 3—4 Tagen in diesem Theil der Wurzel aufgehört, dafür aber hat bereits das Dickenwachsthum begonnen und zwar in folgender

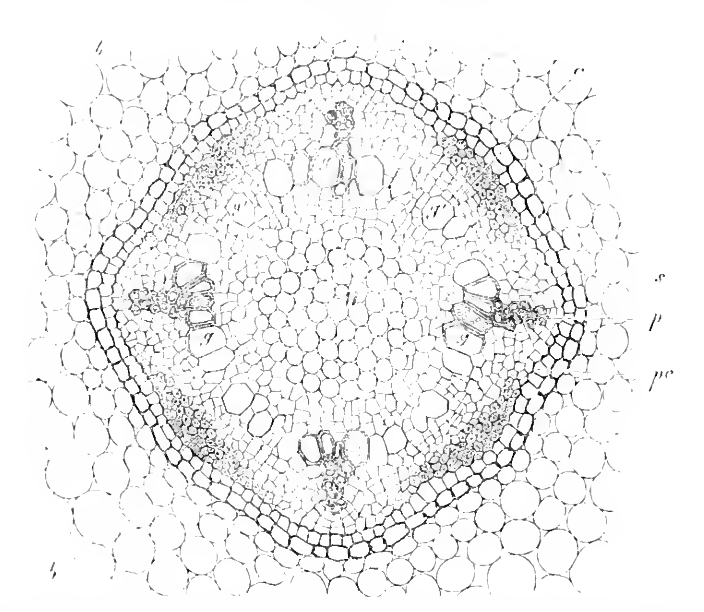


Fig. 106. Querschnitt der Hauptwurzel einer Keimpflanze von Phaseolus multiflorus, aus dem oberen rübenförmig dicken Theil derselben zu der Zeit, wo die ersten Blätter der Keimpflanze über den Boden hervortreten und die ersten Nebenwurzeln bereits entstanden sind. — Das Pericambium *pc* ist durch Versehen des Xylographen zu dickwandig ausgefallen.

Weise: zuerst haben sich die auf der Innenseite jedes Phloëmbündels liegenden Zellen wiederholt durch tangentiale Längswände getheilt; es ist auf diese Weise hinter jedem Phloëmbündel eine Cambiumschicht *c* entstanden, die aus radialen Zellreihen besteht; einige der innersten Cambiumzellen haben sich bereits beträchtlich erweitert *g′ g′*, es sind die ersten secundären Gefässe, die sich hier (bei Phaseolus) mit den inneren jüngsten Gefässen der primären Bündel in eine continuirliche kreisförmige Zone zusammenordnen, was anderwärts meist nicht geschieht. Zwischen und vor diesen Gefässen bilden sich andere Cambiumzellen zu prosenchymatischen und parenchymatischen Holzzellen aus. Indem nun die hinter jedem Bastbündel liegende Cambiumschicht immerfort auf ihrer Innenseite Gefässe, Holzparenchym und Holzprosenchym erzeugt, entsteht ein vierstrahliges Kreuz von Holzgewebe, wie es uns Fig. 107 bei schwächerer Vergrösserung zeigt: die vier Arme dieses Kreuzes entsprechen, wie aus dem Gesagten folgt und die Vergleichung von Fig. 106 und 107 zeigt, in ihrer Lage den vier primären Bastbündeln *b, b, b, b*; auf der Aussenseite jeder Cambiumschicht, aber innerhalb des primären Bastes ist bei Fig. 107 bereits eine Zone neuer echter Bastfasern im secundären Phloëm entstanden (*b′*). Zwischen den vier Armen des secundären Holzes und zugehörigen secundären Phloëms liegen bei Fig. 107 vier breite Gewebestrahlen aus weiten horizontal und radial gestreckten Parenchym-

zellen gebildet; diese vier Strahlen liegen auf denselben Radien mit den ursprünglichen vier Gefässgruppen *p* Fig. 106; vor jeder dieser Letzteren hat sich nämlich ebenfalls eine Meristemschicht gebildet, die jedoch nicht wie das hinter den Bastbündeln liegende Cambium Xylem und Phloëm, sondern nur Strahlenparenchym erzeugt und zwar in dem Maasse, wie es das Wachsthum der daneben liegenden Holz- und Phloëmmassen erfordert. — Fig. 107 zeigt ferner das den primären und secundären Bast umgebende Gewebe in Theilung begriffen, radiale Zellreihen sind auch hier entstanden und bilden am Umfang der Rinde eine Korkschicht, Periderm (*k*).

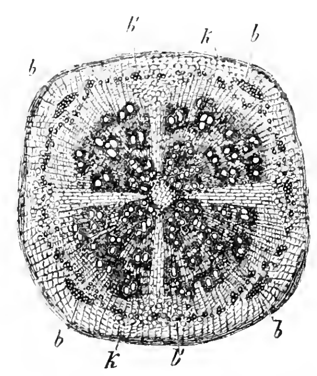


Fig. 107. Querschnitt durch den oberen rübenförmigen Theil einer älteren Pflanze von Phaseolus multiflorus; weniger vergrössert als Fig. 106. Man beachte bei Vergleichung der beiden Figuren die übereinstimmende Lage der primären Bastbündel *b b*.

Ganz ähnlich wie bei Phaseolus verläuft das Dickenwachsthum bei den markhaltigen Hauptwurzeln der Keimpflanzen von Cucurbita Pepo, Convolvulus tricolor, Cereus, Clusia u. v. a., nur dass hier die secundären Holzbündel im Inneren nicht mit den primären Gefässgruppen verschmelzen, sondern von ihnen ganz getrennt bleiben, so dass die Wechsellagerung der secundären und primären Holzelemente sofort deutlich hervortritt (sehr instructive Abbildungen bei van Tieghem l. c.). Bei den dünnen Wurzeln, wo das Mark fehlt und die primären Gefässgruppen in der Mitte zusammentreffen, um, wenn es zwei sind (Beta, Tropaeolum, Taxus, Umbelliferen), ein den axilen Strang halbirendes Gefässband, wenn es drei oder mehr sind, einen drei- oder mehrstrahligen Stern zu bilden (Pisum), entsteht das Cambium ebenfalls auf der Innenseite der primären Phloëmbündel und die secundären Fibrovasalmassen bilden also auch hier zwei oder drei oder mehr Gruppen, welche innen aus den Zwischenräumen der primären Gefässgruppen entspringen (sehr deutlich z. B. bei Tropaeolum), aber viel weiter als diese nach aussen ragen.

In den bisher betrachteten Fällen bleiben die secundären fibrovasalen Gewebemassen (Holz und zugehöriges Phloëm) in zwei, drei, vier oder mehr Bündel getrennt, indem zwischen ihnen (und vor den primären Gefässen) nur parenchymatisches Grundgewebe, ähnlich wie bei Phaseolus gebildet wird; in anderen Fällen dagegen bildet sich auch vor den primären Gefässgruppen später echtes Cambium, welches nach innen Holz, nach aussen Phloëm erzeugt, und so entsteht ein compacter Hohlcylinder secundären Holzes, umgeben von einer continuirlichen Schicht secundärer Rinde, ähnlich wie im Stamm bei Fig. 105, so z. B. bei Taxus, Pinus, Beta u. v. a.

Sehr häufig besteht das secundäre Holz der Wurzeln ganz vorwiegend aus saftigem Holzparenchym, in welchem die spärlich vorhandenen Gefässe, umgeben von wenigen verholzten Zellen, als vereinzelte Gruppen auftreten: so ganz besonders in der cultivirten Runkelrübe (Beta vulgaris), der cultivirten Mohrrübe (Daucus Carota), ferner bei Althaea officinalis, Rheum Rhaponticum, Atropa Belladonna, Cocculus palmatus, Inula Helenium u. v. a. — Auch die secundäre Rinde der Wurzeln neigt zu reichlicher Parenchymbildung, bei geminderter Ausbildung

des Bastes. Dagegen gleichen die secundären Gewebe der Wurzel denen des Stammes in der Bildung der Holz-Rinde-Strahlen (Markstrahlen) und in anderer Beziehung so vollständig, dass man, zumal wenn das Wurzelholz stark verholzt ist, nicht immer im Stande ist, es von dem Stammholz zu unterscheiden, wenn nicht das Centrum der Wurzel vorliegt, wo an den primären Gefässgruppen und dem etwaigen Mangel des Markes die Unterscheidung allerdings immer möglich ist.

Bei der grossen Zahl von Pflanzenarten, welche in die Klassen der Gymnospermen und Dicotylen gehören und bei den äusserst verschiedenen Anpassungen, die ihre Organisation an die verschiedenen Lebensbedingungen darbieten muss, kann es nicht wunder nehmen, dass auch bei dem Dickenwachsthum der Stämme innerhalb dieser Klassen die mannigfaltigsten Abweichungen von dem oben als normal dargestellten Typus auftreten. Eine erschöpfende Darstellung dieser Abweichungen würde jedoch die Grenzen des hier gegonnten Raumes weit überschreiten und auf grosse Schwierigkeiten stossen, da gegenwärtig kein Theil der Botanik so brach liegt, wie die eigentliche Pflanzenanatomie. Das hier Folgende soll den Anfänger nur auf einige der auffallendsten Abweichungen von dem oben unter 2) beschriebenen Dickenwachsthum aufmerksam machen, wobei jedoch auf das im II. Buch am Schluss der Dicotylen Gesagte hingewiesen wird.

a) Nur gering ist die Abänderung, wenn das Dickenwachsthum nicht gleichmässig concentrisch am ganzen Umfang erfolgt, sondern an einer Seite ganz unterbleibt, wie bei den Wurzeln von Polygala Senega, oder doch auf einer Seite weit stärker ist als sonst, wie bei der Wurzel von Ononis spinosa und bei vielen Stämmen.

b) Zuweilen entsteht das Cambium nur in den Fibrovasalsträngen, die in Folge dessen allein secundäres Holz und Phloëm bilden, während die Ueberbrückung der Markverbindungen durch Cambium nicht erfolgt, interfasciculare secundäre Fibrovasalmassen also nicht entstehen; das zwischen den langsam in die Dicke wachsenden Strängen liegende Grundparenchym folgt dem Dickenwachsthum jener durch Ausdehnung seiner Zellen und gelegentliche Theilung derselben; so z. B. im Stamm von Cucurbita, dessen Stränge noch dadurch ausgezeichnet sind, dass sie auch auf der Innenseite des Xylems eine Phloëmschicht besitzen (eine Eigenschaft, die sie mit denen der Solaneen und Apocyneen theilen); doch kommt es in alten Stammtheilen endlich zu einer Ueberbrückung der Markverbindungen mit Meristem.

c) Viel abweichender vom Typus 2 ist dagegen das Dickenwachsthum in solchen Fällen, wo die Thätigkeit des ursprünglich angelegten Cambiums bald erlischt und aus einem Meristem in der umgebenden Rinde neue Stränge erzeugt werden, die sich ebenfalls erst durch Cambium verdicken, dann aber aufhören, worauf ein neuer Kreis von Strängen in einem neuen Meristem entsteht; so dass schliesslich der Holzkörper nicht aus einer compacten Holzmasse, sondern aus concentrischen Lagen von isolirten Fibrovasalsträngen besteht. Eine gewisse Aehnlichkeit dieses Vorgangs mit dem Dickenwachsthum der Aloineen (Typus 4) ist nicht zu verkennen.

Die ziemlich häufigen Fälle dieser Art können (nach Nägeli und Eichler) in zwei Gruppen eingetheilt werden, je nachdem der die neuen Stränge erzeugende Meristemring jedesmal in der primären oder in der secundären Rinde entsteht.

Die Entstehung jedes folgenden Bündelkreises in der primären Rinde findet sich bei den Menispermaceen, bei Gnetum (unter den Gymnospermen) und bei Rhynchosia scandens (einer Leguminose). Jedes der secundären Bündel besitzt auf seiner Aussenseite eine Phloëmleiste, die bei Gnetum sogar echten Bast bildet.

In der secundären Rinde entstehen successive die neuen Kreise von Fibrovasalsträngen, nach Eichler bei Dilleniaceen, manchen Leguminosen (Bauhinia, Caulotretus), manchen Polygaleen (Securidaca und Comesperma), Ampelideen (Cissus nach Crüger) und Phytolacceen.

d) »Der Stamm der Malpighiaceen und Bignoniaceen[1]) zeigt oft in späterem Alter mit den vorhergehenden einige Uebereinstimmung, insofern nämlich, als der Holzkörper durch Schichten eines dem Rindengewebe ähnlichen Parenchyms in eine Anzahl isolirter Portionen zerfällt erscheint, von denen nur die äusseren in Fortbildung begriffen sind. Die Entwickelungsgeschichte ist jedoch eine durchaus andere; sie besteht nicht, wie dort, in einer wirklichen Neubildung von Gefässbündeln ausserhalb der vorhandenen, sondern in einer nachträglichen starken Zellvermehrung innerhalb der Markstrahlen und der die Gefässbündel transversal durchschneidenden Holzparenchymschichten. Sämmtliche hierdurch mehr oder minder auseinander gerückte und verschobene Holzkörper sind daher nur Stücke des primären Gefässbündelkreises; es versteht sich, dass nur die äusseren fortbildungsfähig sind, da in ihnen allein sich noch Cambium befindet«. — Nicht immer kommt es jedoch zu dieser Zerfallung des Holzkörpers in wirklich getrennte Längstheile; zuweilen wird der Holzkörper (auf dem Querschnitt gesehen) nur mehrlappig, tief einschneidende Ausbuchtungen zeigend, die in der Längsansicht von aussen als tiefe, meist spiralig verlaufende Rinnen erscheinen. Diese Lappen, durch rindenartige radiale Gewebelamellen getrennt, können in gleicher Weise wieder in kleinere Lappen gespalten werden: so bei manchen Malpighiaceen wie Heteropterys und Bannisteria. Bei manchen Bignonien bildet der Holzkörper auf dem Querschnitt gesehen ein vierarmiges Kreuz, dessen Arme durch sehr breite markstrahlähnliche weichere Gewebemassen getrennt sind, die aussen in die den Stamm abrundende Rinde übergehen (wie bei Fig. 107). Unter den Bignoniaceen zeigt ausserdem Tecoma radicans die von Sanio entdeckte Merkwürdigkeit, dass im Mark, und zwar ganz getrennt von der Markkrone des gewöhnlichen Holzringes, ein neuer Holzring entsteht, der auf seiner dem Centrum zugekehrten Seite eine secundäre Phloemschicht trägt und durch Cambium fortgebildet wird.

e) Zu den auffallendsten Holzbildungen gehören die vieler schlingenden Sapindaceen, wie überhaupt die hier aufgeführten Abweichungen vorwiegend bei den Lianen, d. h. verholzenden Schling- und Kletterpflanzen der Tropenwälder angetroffen werden, doch giebt es auch normal gebildete Lianenstämme und dagegen auch abnorme nichtschlingende Stämme. — Bei den abnorm gebildeten Sapindaceen nun, besonders der Gattung Serjana, erblickt man auf dem Querschnitt drei, vier, fünf oder mehr ganz von einander gesonderte Holzkörper, von denen gewöhnlich einer, der mittlere, viel stärker entwickelt ist: jeder dieser Holzkörper zeigt den Bau eines normalen Dicotylenstammes, von seinem centralen Mark aus gehen Strahlen nach seiner Peripherie; umgeben ist jeder Holzkörper von einer dünnen secundären Rinde, durch welche sie jedoch untereinander zu einem Ganzen verschmolzen sind. Von aussen gesehen erscheinen die dünneren äusseren Holzkörper als Wülste, welche unten aus dem mittleren grossen hervortreten und oben wieder mit ihm verschmelzen; die einzelnen Holzkörper, auf dem Querschnitt scheinbar ganz selbständig, sind also doch nur Ausbuchtungen, Ausfaltungen des ursprünglich einheitlichen Stammes. Veranlasst wird die Abnormität nach Nägeli schon bei der Anlage der Fibrovasalstränge dadurch, dass diese nicht in einem Kreis geordnet sind, so dass ein einzelner Cambiumring sie alle gar nicht vereinigen kann; vergl. jedoch die sehr complicirten Vorgänge bei Nägeli l. c.

f) In den bisher betrachteten Fällen wird die Abweichung von dem typischen Dickenwachsthum wesentlich durch Abnormitäten in der ersten Entstehung des Cambiumringes oder durch sein späteres Verhalten oder endlich durch spät und wiederholt eintretende Neubildung von Fibrovasalsträngen in einem Folgemeristem herbeigeführt; anders bei den Piperaceen, Begoniaceen, Nyctagineen und Amaranthaceen. Hier wird schon in früher Jugend während des Längenwachsthums des Stammes insofern eine Abnormität hergestellt, als neben den Blattspursträngen, die oben in die Blätter ausbiegen, im Stamm auch solche Fibrovasalstränge entstehen, die nicht in die Blätter austreten, stammeigene Stränge; man

1) Eichler l. c. p. 20.

findet dann auf dem Querschnitt schon des sehr jungen Internodiums zahlreiche Fibrovasalstränge in dem Grundgewebe zerstreut liegend und es kommt nun darauf an, ob die Blattspurstränge oder die stammeigenen durch Cambium verbunden und verdickt werden oder ob die Cambiumbildung ganz unterbleibt. Letzteres ist z. B. unter den Piperaceen bei der Gattung Peperomia (nach Sanio) der Fall, wo die einen äusseren Kreis bildenden Blattspurstränge ebenso wenig, wie die inneren nicht in Blätter austretenden, durch einen Cambiumring vereinigt werden; bei Chavica dagegen geschieht dies bei dem äusseren Kreis der Blattspuren, während in dem dadurch umschlossenen Mark die stammeigenen Stränge isolirt und ohne nachträgliches Dickenwachsthum bleiben; ähnlich ist es bei den Begoniaceen; in gewissem Sinne entgegengesetzt verhalten sich aber die Nyctagineen, wo die dicken Blattspurstränge in der Mitte des Grundgewebes emporsteigend isolirt bleiben, während ein weiter nach aussen liegender Kreis von stammeigenen Strängen durch cambiale Thätigkeit einen Holzring bildet.

§ 19. **Das Urmeristem und die Scheitelzelle**[1]. Am fortwachsenden Ende der Sprosse, Blätter, Wurzeln sind die bisher beschriebenen Formen des Zellengewebes noch nicht vorhanden; hier findet sich vielmehr ein gleichförmiges Gewebe, dessen Zellen sämmtlich theilungsfähig, protoplasmareich, dünnwandig und glattwandig sind und keine grobkörnigen Einschlüsse enthalten. Dieses Gewebe wird als Urmeristem bezeichnet; ein Meristem ist es, da alle Zellen theilungsfähig sind, als Urmeristem (besser wohl Protomeristem) ist es deshalb aufzufassen, weil es den Urzustand des Gewebes darstellt, aus welchem nach und nach durch verschiedene Ausbildung (Differenzirung) die verschiedenen Formen des Dauergewebes hervorgehen; ist die Pflanze überhaupt einfach gebaut, wie die Algen und Characeen, so sind auch die aus dem Urmeristem hervorgehenden Zellformen unter sich nur wenig verschieden; gehört die Pflanze einem höheren Typus an, wie Gefässkryptogamen und Phanerogamen, so entstehen aus dem gleichförmigen, indifferenten Urmeristem weiter rückwärts vom fortwachsenden Scheitel zunächst Gewebeschichten von verschiedenem Character, die den beschriebenen Systemen entsprechen und innerhalb deren durch weitere Ausbildung ihrer Zellen (noch weiter vom Urmeristem entfernt) endlich die verschiedenen Zellformen des Haut- und Grundgewebes sowie der Fibrovasalstränge entstehen. Die Differenzirung macht sich so allmälig geltend und in verschiedenen Schichten des Gewebes in so verschiedener Zeit, dass dadurch jede bestimmte Begrenzung des Urmeristems nach unten hin (rückwärts vom Scheitel) unmöglich wird. — Während nun bei dem fortschreitenden Wachsthum am Ende der Sprosse, Blätter und Wurzeln die weiter rückwärts liegenden Portionen des Urmeristems sich allmälig in Dauergewebe umwandeln, regenerirt sich das Urmeristem immer

1) Nägeli, die neueren Algensysteme. Neuenburg 1847. — Cramer in Pflanzenphysiol. Untersuchungen. Zürich. Heft 3. p. 21. — Pringsheim: Jahrb. f. wiss. Bot. III. p. 484. — Kny, ebenda. IV. p. 64. — Hanstein, ebenda. IV. p. 238. — Geyler, ebenda. IV. p. 481. — Müller, ebenda. V. p. 247. — Rees, ebenda. VI. p. 209. — Nägeli u. Leitgeb in Beiträge zur wiss. Bot. Heft IV. München 1867. — J. Hanstein: die Scheitelzellgruppe im Vegetationspunkt der Phanerogamen (in der Festschrift der niederrh. Ges. f. Natur- u. Heilkunde. Bonn, und Monatsübersicht derselben Gesellsch. 5. Juli 1869). — Hofmeister: bot. Zeitg. 1870. p. 441. — Leitgeb: Sitzungsber. d. Wiener Akad. 1868 und 1869 und bot. Zeitg. 1871. No. 3 u. 34. — Reinke in Hanstein's botan. Untersuchg. Bonn 1871. Heft III. — Russow: vergl. Unters. der Leitbündelkrypt. in Mem. de l'Acad. imp. de St. Petersburg, VII série. T. XIX. No. 1. Petersburg 1872. — Warming, recherches sur la ramification des Phanérogames in Vidensk. Selsk. Skr. 5 Rakke 10 B. I. Kjobenhavn 1872 (danisch, hinten ein französisches Resumé).

wieder durch Entstehung neuer Zellen dicht am Scheitel; doch können auch ganze Organe, deren Spitzenwachsthum bald erlischt, anfangs ganz aus Urmeristem bestehen, welches schliesslich ganz und gar in Dauergewebe übergeht, so dass kein Urmeristem übrig bleibt, wofür die Ausbildung der Moosfrucht, der Farnsporangien und selbst die Ausbildung der meisten Blätter und der Phanerogamenfrüchte Beispiele liefern.

Bei einem in dauerndem Spitzenwachsthum begriffenen Organ nennt man den noch ganz aus Urmeristem bestehenden Endtheil den »Vegetationspunct«; nicht selten (aber keineswegs immer) ist er als conische Verlängerung vorgeschoben und wird in diesem Falle als »Vegetationskegel« bezeichnet.

Die Entstehung und Regeneration des Urmeristems geht von den am Scheitel des Vegetationspunctes liegenden Zellen aus, und zwar treten in der Art und Weise, wie dies geschieht, zwei extreme Fälle, die aber durch Uebergänge vermittelt sind, hervor. In dem einen Falle nämlich, der bei den Kryptogamen allgemein, wenn auch nicht ausnahmslos realisirt ist, lassen sich sämmtliche Zellen des Urmeristems auf eine einzige Urmutterzelle ihrer Abstammung nach zurückführen; sie liegt am Scheitel des Vegetationspunctes und wird als Scheitelzelle bezeichnet; bei einigen Kryptogamen und den Phanerogamen ist dagegen eine Scheitelzelle von dieser Bedeutung nicht vorhanden; selbst wenn am Scheitel eine einzige Zelle liegt, ist sie hier nicht wie bei jenen durch hervorragende Grösse ausgezeichnet und, was wichtiger ist, sie lässt sich nicht als einzige Urmutterzelle aller Zellen des Urmeristems, höchstens als solche einer bestimmten Schicht erkennen. Man hat also Vegetationspuncte mit und solche ohne Scheitelzelle.

a) Vegetationspuncte mit Scheitelzelle. Die Bildung des Urmeristems aus der Scheitelzelle kann, wie nachher gezeigt werden soll, in verschiedener Weise eingeleitet werden; allgemein ist aber, dass die Scheitelzelle sich in rhythmischen Wiederholungen in je zwei ungleiche Tochterzellen theilt, Eine der beiden Tochterzellen bleibt von vorn herein der Mutterzelle (Scheitelzelle) ähnlich und nimmt den Scheitel ein; sie regenerirt sich durch Wachsthum alsbald so, dass sie der früheren Scheitelzelle auch an Grösse gleich wird und theilt sich dann abermals u. s. f. Durch dieses Verhalten wird der Schein erregt, als ob die Scheitelzelle immer ungestört dieselbe bliebe, und dies wird im Sprachgebrauch auch so angenommen, obgleich die jedesmal vorhandene Scheitelzelle nur die eine Tochterzelle der vorhergehenden Scheitelzelle ist. Die andere Tochterzelle erscheint dagegen von vorn herein als ein von der Scheitelzelle hinten oder seitwärts abgeschnittenes Stück, gewöhnlich in Form einer Scheibe oder eckigen Tafel und wird daher Segment[1]) genannt. Das Segment seinerseits kann nun

1) Die Wandstücke, welche eine Segmentzelle umschliessen, sind von verschiedener Art und Entstehung und verhalten sich bei dem ferneren Wachsthum verschieden. Jedes Segment besitzt zwei Wände, die ursprünglich Theilungswände der Scheitelzelle waren; sie sind gewöhnlich parallel mit einander und heissen die »Hauptwände« des Segments; die ältere derselben ist der Basis, die jüngere dem Scheitel des Organs zugekehrt. Ein anderes Wandstück des Segments ist Theil der Aussenwand der Scheitelzelle: sie kann als »Aussenwand« des Segmentes bezeichnet werden. Wo die Segmente als Querscheiben einer Scheitelzelle entstehen, wie bei Stypocaulon und den Charen, da ist eine ringförmige Aussenwand vorhanden; bei zwei- und dreiseitiger Segmentirung wird das Verhalten sehr complicirt; hier haben die Segmente neben den beiden Hauptwänden und der Aussenwand noch Seitenwände, die sich innen und unten schiefwinkelig schneiden Die Seitenwände sind Stücke der Hauptwände

im einfachsten Fall ungetheilt bleiben, alsdann erscheint das ganze Gewebe, welches aus der Scheitelzelle hervorgeht, in Form eines einfachen Zellenfadens, einer Zellenreihe, wie bei manchen Algen, Pilzfäden und Haaren. Gewöhnlich aber theilt sich auch das Segment wieder in zwei Zellen, von denen jede ihrerseits abermals in zwei zerfällt, was sich in den Tochterzellen meist mehrfach wiederholt, bis aus dem Segment ein mehr oder minder reichhaltiges Gewebestück hervorgegangen ist; aus solchen Gewebestücken besteht nun das Urmeristem. Einen sehr einfachen Fall dieser Art zeigt Fig. 108, wo die hier sehr grosse Scheitelzelle *s* geradeaus fortwachsend über ihrer Basis durch Querwände I^a, I^b getheilt wird und so die über einander in einer Reihe liegenden Segmente bildet: jedes dieser letzteren zerfällt aber alsbald wieder durch eine Querwand, II^b, II^a in zwei scheibenförmige Zeller und in jeder derselben entstehen nun durch senkrechte, später horizontale Wände zahlreiche kleine Zellen, wie weiter rückwärts vom Scheitel der Figur zu sehen ist, und man erkennt deutlich, wie sich der ganze Thalluszweig aus Gewebestücken aufbaut, deren jedes aus einem Segment entsteht. Ebenso ist es an den Seitenzweigen *x* und *y*, die hier ursprünglich aus seitlichen Ausstülpungen der Scheitelzelle entstehen. — Diese Vorgänge sind bei Stypocaulon ungemein übersichtlich, einerseits weil hier nur eine Reihe von über einander liegenden Segmenten entsteht, und andererseits weil die Segmente selbst sich in Gewebestücke umwandeln, ohne dabei zugleich zu wachsen, wie es sonst gewöhnlich der Fall ist; und eben durch das Wachsthum der Segmente treten oft Verzerrungen ein, welche die Einsicht in die Theilungsvorgänge erschweren.

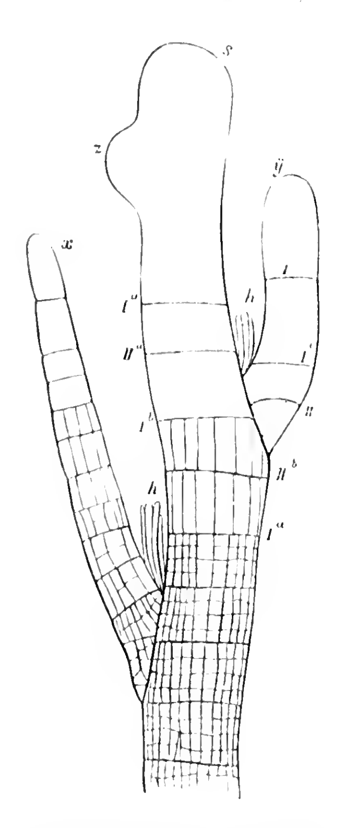



Fig. 108. Ein Ast des Thalloms von Stypocaulon scoparium mit zwei Zweigen *x* und *y* und der Anlage eines dritten Zweiges *z* (nach Geyler); sämmtliche Linien bedeuten Zellwände.

Fig. 109 und 110 zeigt uns einen Fall, wo die Scheitelzelle abwechselnd nach rechts und links durch schiefe Wände so getheilt wird, dass zwei Reihen von Segmenten entstehen, die mit ihren inneren, hinteren Seiten zickzackartig in einander greifen, nach vorn aber von einander abstehen: in dem Winkel, den die beiden letzten, jüngsten Segmente einschliessen, liegt die Scheitelzelle *s*. — Fig. 109 zeigt das Ende eines in Gabeltheilung begriffenen Sprosses von Metzgeria furcata; jeder Gabelzweig endigt in einer Scheitelzelle *s*: die Segmente und die daraus hervorgegangenen Gewebemassen sind hier in der Flächenansicht des flachen, bandförmigen Sprosses so gezeichnet, wie sie sich unter dem Mikroskop unmittelbar dem Auge darstellen; aus dem Verlaufe der Zellwände und der ent-

älterer benachbarter Segmente, die jedesmal durch die jüngste Scheidewand der Scheitelzelle, die zugleich die jüngste Hauptwand ist, abgegrenzt werden.

sprechenden Gruppirung der Zellen in der Umgebung der Scheitelzelle lässt sich aber das Schema der Fig. 110 *A* ableiten, in welchem die durch das Wachsthum bewirkten Verzerrungen der Zellwände beseitigt und somit die genetischen Verhältnisse klarer gestellt sind. — Zur weiteren Orientirung ist Fig. 110 *B* beigegeben, welche ebenfalls in schematischer Vereinfachung den Längsschnitt der Scheitelregion, senkrecht auf die breite Fläche des bandförmigen Sprosses dar-

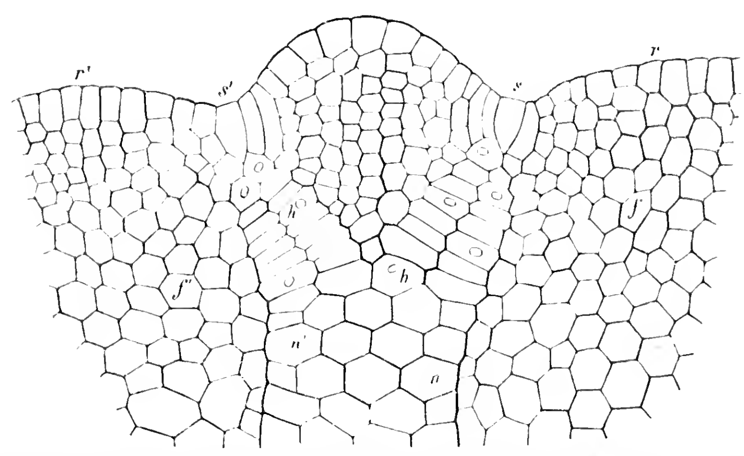



Fig. 109. Scheitelregion eines in dichotomischer Verzweigung begriffenen Sprosses von Metzgeria furcata, von der Fläche gesehen; nach Kny. — Die Sprosse bestehen aus einer einzigen Zellschicht *f f*, die aber von einer Mittelrippe *n. n* durchzogen wird, welche drei bis sechs Zellschichten dick ist.

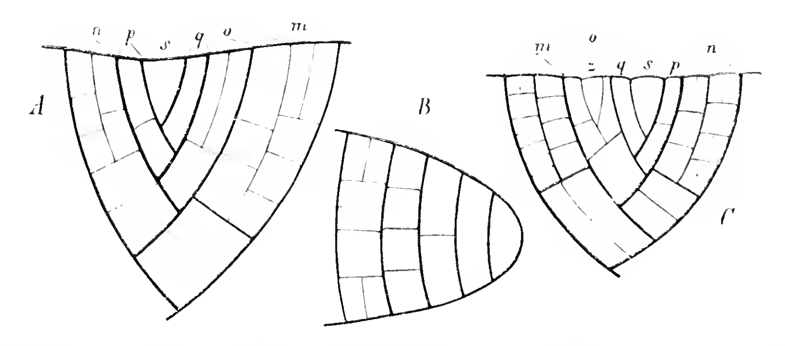



Fig. 110. Schematische Darstellung der Segmentirung der Scheitelzelle und der ersten Theilungen in den Segmenten von Metzgeria furcata nach Kny. — *A* Scheitel von der Fläche gesehen, *B* derselbe im senkrechten Längsschnitt; *C* ein in Dichotomie begriffener Scheitel; im drittjüngsten Segment entsteht eine neue Scheitelzelle.

stellt; dieser Längsschnitt halbirt hinter der Scheitelzelle den Mittelnerven (Fig. 109 *n n*), der aus mehreren Zellschichten besteht, während die seitlichen Ausbreitungen des Sprosses nur eine Zellschicht dick sind. — Die Entstehung des Gewebes erhellt nun aus der schematischen Fig. 110 *A* und *B*, wenn man zunächst beachtet, dass die mit *m*, *n*, *o*, *p*, *q* bezeichneten Flächenstücke die in derselben Ordnung successive entstandenen Segmente der Scheitelzelle *s* sind, so dass *m* das älteste, *q* das jüngste Segment darstellt. Von jedem Segment wird nun zuerst durch eine zur Sprossaxe schiefe Wand ein hinteres kleineres Stück abgeschnitten; aus der Zickzackreihe dieser inneren Abschnitte entsteht der Mittelnerv des

Sprosses, der eine Dicke von mehreren Zellschichten erreicht, indem jeder Abschnitt zunächst durch eine der Fläche des Sprosses parallele Wand in zwei auf einander liegende Zellen zerfällt, deren jede ihrerseits abermals sich ebenso theilt, worauf in den oberen und unteren so gebildeten Zellen auch Theilungen senkrecht zur Sprossenfläche auftreten (Fig. 110 *B*): so wird an dem Mittelnerven eine äussere Ober- und Unterseite überziehende kleinzellige Schicht angelegt, die einen inneren aus längeren Zellen bestehenden Strang umkleidet. — Während nun die hinteren Abschnitte der Segmente das Gewebe des Nerven erzeugen, geht aus den vorderen Abschnitten derselben, die dem Rand des Sprosses zugekehrt sind, das Gewebe der flachen Seitentheile (Fig. 109 *ff*) hervor, das nur eine Zellschicht dick ist, indem hier keine Theilung parallel der Fläche des Sprosses auftritt; alle Theilungen in diesen Randabschnitten der Segmente sind vielmehr senkrecht auf der Sprossfläche und werden dadurch eingeleitet, dass der Randabschnitt zunächst in zwei neben einander liegende Zellen zerfällt (vergl. *o* in *A*), deren jede nun durch wiederholte Zweitheilung mehrere kürzere Zellen bildet, die je nach der Ueppigkeit der Vegetation des betreffenden Sprosses noch weitere Theilungen erfahren können: überhaupt sind nur die ersten Theilungen der Segmente constant, der fernere Verlauf der Zellenvermehrung ist nach den eingehenden Untersuchungen Kny's manchen Schwankungen unterworfen. — Indem das aus den Randabschnitten hervorgehende Gewebe sich wachsend hervordrängt, kommt die Scheitelzelle mit den jüngsten Segmenten in eine Einbuchtung des Sprossumrisses zu liegen; man hat hier somit ein einfaches Beispiel von der Einsenkung des Vegetationspunctes in das ihn umwuchernde Gewebe, was bei Fucaceen, Farnen und Phanerogamen oft in viel höherem Grade geschieht. — Die Differenzirung des Gewebes, aus dem der Spross von Metzgeria furcata sich aufbaut, erreicht keinen hohen Grad; die fertigen Zellen des Randes und des Mittelnerven sind nur wenig verschieden von einander; erwähnt zu werden verdient aber, dass diese Differenzirung schon sehr früh, selbst durch die erste Theilung der Segmente eingeleitet wird, so dass sich das Randgewebe und die jüngste Fortsetzung der Mittelnerven bis dicht zur Scheitelzelle hin verfolgen lässt. — Unsere Fig. 110 *C* giebt endlich noch Gelegenheit, die Entstehung einer neuen Scheitelzelle aus einer Zelle des Meristems kennen zu lernen, ein Fall, der bei Moosen und höheren Kryptogamen oft genug eintritt, während uns das Thallom von Stypocaulon Fig. 108 zeigte, wie die Scheitelzelle des Seitenzweiges dort unmittelbar aus der Scheitelzelle des Hauptsprosses als seitliche Ausstülpung, die dann durch eine Wand abgeschnitten wird, hervorwächst. Bei Metzgeria furcata scheint, wie aus den Angaben von Hofmeister, Kny und Müller hervorgeht, die Entstehung einer neuen Scheitelzelle in verschiedener Weise eingeleitet werden zu können; Fig. 110 *C* zeigt den von Kny beschriebenen Fall: im drittjüngsten Segmnet *o*, welches aus der Scheitelzelle *s* hervorgegangen, hat zunächst die gewöhnliche erste Theilung in eine Nervenmutterzelle und in einen Randabschnitt stattgefunden; der letztere ist dann in zwei neben einander liegende Zellen zerfallen, wie gewöhnlich; die neue Scheitelzelle aber constituirt sich dadurch, dass nun in einer dieser Randzellen zweiten Grades eine gebogene Wand auftritt, die sich hinten an die vorige ansetzt und so ein keilförmiges Stück *z* herausschneidet, das seinerseits fortan als Scheitelzelle eines neuen Sprosses fungirt (wir werden noch im III. Cap. auf diesen Fall einer unechten Dichotomie zurückkommen).

Bei den Schachtelhalmen und vielen Farnen endigt die Sprossaxe in einer verhältnissmässig sehr grossen Scheitelzelle, welche von vier Wandstücken begrenzt wird: einer äusseren, den Scheitel überwölbenden, sphärisch dreiseitigen, frei liegenden Wand und drei schief nach unten und innen convergirenden Wänden, die zugleich die oberen Hauptwände der jüngsten Segmente darstellen (Fig. 111 *A*, *D*); die Scheitelzelle hat also die Form eines Kugelausschnittes oder einer dreiseitigen Pyramide mit sphärischer, nach oben gekehrter Grund-

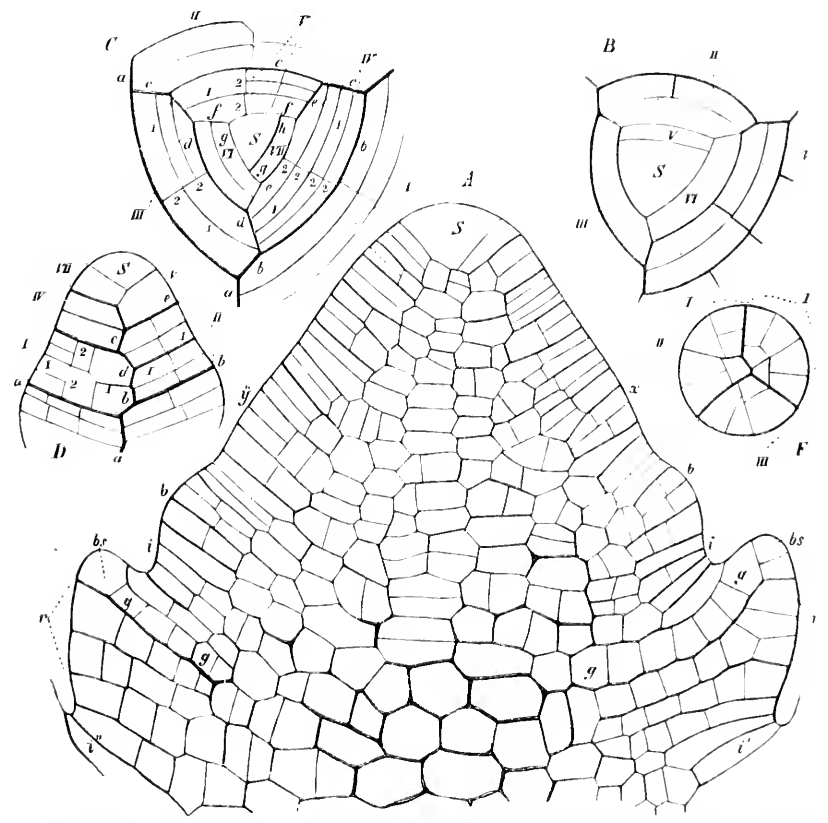


Fig. 111. Scheitelregion des Stammes von Equiseten; *A* Längsschnitt einer unterirdischen sehr kräftigen Knospe von E. Telmateja im September (550); *B* Ansicht des Scheitels von oben (beides nach der Natur). — *C D E* von Equis. arvense nach Cramer; *C* schematischer Grundriss der Scheitelzelle und der jüngsten Segmente; *D* Aussenansicht einer schmächtigen Stammspitze; *E* Querschnitt durch diese bei *I* in *D* geführt. — *S* ist überall die Scheitelzelle, *I, II, III* . . . die Segmente; 1, 2, 3 . . . die Theilungswände in den Segmenten in der Entstehungsfolge bezeichnet; *x*, *y*, *b*, *bs* in *A* sind die jüngsten Blattanlagen.

fläche. Die drei ebenen Hauptwände der Scheitelzelle sind von verschiedenem Alter, eine ist immer die älteste, eine ist jünger, und die dritte die jüngste. Parallel der ältesten tritt nun in der Scheitelzelle die nächste Theilungswand auf, es wird ein Segment gebildet, welches von zwei dreiseitigen Hauptwänden, einer gewölbten Aussenwand und zwei ungefähr oblongen Seitenwänden [1]) begrenzt

1) Diese Seitenwände sind Stücke der Hauptwände vorhergehender benachbarter Segmente, wie *B* und *C* erkennen lässt.

ist; sodann erfolgt, nachdem die Scheitelzelle zur ursprünglichen Grösse herangewachsen ist, eine zweite Theilung parallel ihrer nächst jüngeren Hauptwand, worauf nach abermaliger Regeneration der Scheitelzelle eine Theilung parallel der jüngsten Hauptwand erfolgt; es sind nun drei Segmente gebildet, welche ungefähr wie die Stufen einer Wendeltreppe gestellt sind; jedes liegt einer Hauptwand der Scheitelzelle an und in dieser Weise wiederholen sich die Theilungen; da jedes der Segmente ein Drittel des Umgangs der Wendeltreppe einnimmt, so kommen sämmtliche Segmente, aus denen der Stamm sich aufbaut, in drei gerade Reihen parallel der Axe zu liegen, deren jede ein Drittel des Stammquerschnittes einnimmt. — In Fig. 111 *B* und *C* sind die Segmente nach ihrer Entstehungsfolge mit *I*, *II*, *III* u. s. w. numerirt und so dargestellt, wie sie erscheinen, wenn man den Stammscheitel von oben und aussen (nicht im Querschnitt) betrachtet oder so, wie wenn man die gewölbte Scheitelfläche abgenommen und plan ausgebreitet hätte. Verfolgt man die Segmente nach ihren Ordnungszahlen und denkt man sich den dabei beschriebenen Weg durch eine continuirliche Linie bezeichnet, so erhält man eine Spirale, die aber in Wirklichkeit eine aufsteigende Schraubenlinie ist, weil jedes jüngere Segment höher liegt, wie Fig. 111 *D* zeigt, wo aber nur zwei Segmentreihen von aussen zu sehen sind. — Die Gewebebildung beginnt nun damit, dass jedes Segment bald nach seiner Entstehung in zwei gleiche Tafeln zerlegt wird, indem eine den Hauptwänden parallele Halbirungswand auftritt; sie ist mit 1, 1 in *B*, *C*, *D* bezeichnet. Da nun in jeder dieser beiden auf einander liegenden Segmenthälften die weiteren Vorgänge fast genau dieselben sind, so brauchen wir nur je eine Hälfte ins Auge zu fassen. Jede Segmenthälfte wird zunächst durch eine senkrechte, gebogene Wand getheilt, die sich innen an eine Seitenwand, aussen an die Mitte der Aussenwand des Segments ansetzt; da nun drei Segmente einen Stammquerschnitt einnehmen und auf diese Art jede Segmenthälfte in zwei Zellen zerfällt, so erscheint der Stammquerschnitt nunmehr aus sechs Zellen oder Sextanten zusammengesetzt, deren Wände, ungefähr radial gestellt, einen sechsstrahligen Stern bilden, wie der Querschnitt Fig. 111 *E* zeigt; die Wände, durch welche diese Theilung bewirkt wird, heissen daher Sextantenwände, sie sind in *C* und *D* mit der Ziffer 2 bezeichnet. Die Sextantenzellen zerfallen ferner durch senkrechte Wände in eine äussere grössere und eine innere kleinere Zelle (Fig. 111 *E*); es wird so der Grund gelegt zu den zwei Gewebeschichten, in welche sich das Urmeristem sondert, nämlich in eine äussere und eine innere, die in Fig. 111 *A* deutlich hervortreten; in der äusseren Schicht wiegen anfangs die Theilungen parallel den Hauptwänden und in senkrecht radialer Richtung vor, in der inneren Schicht sind die Theilungen weniger häufig und so, dass die Zellen mehr isodiametrisch werden. Diese innere, aus den inneren Abschnitten der Sextanten entstehende Gewebemasse ist das Mark, das bei der Ausbildung des Stammes zerreisst, vertrocknet und so die Hohlheit desselben bedingt; aus der äusseren Gewebeschicht des Urmeristems entsteht weiter abwärts die Rinde, das System der Fibrovasalstränge und später die Epidermis[1]. — Auch die äussere Gliederung des Schachtelhalms wird durch die äussere Schicht des Urmeristems bewirkt, wie schon Fig. 111 *A* zeigt, wo die Protuberanzen *x*, *y*, *b*, *bs* die Blattanlagen darstellen, Verhältnisse, auf die ich übrigens später noch zurück-

1) Vergl. im II. Buch: Klasse der Schachtelhalme und Gewebebildung derselben.

komme. Hier sei nur noch erwähnt, dass je drei consecutive Segmente schon frühzeitig eine geringe verticale Verschiebung der Art erfahren, dass sie wenigstens mit ihren Aussenflächen in einen Quergürtel zu liegen kommen, der sich dann wallartig herauswölbt und einer Blattscheide den Ursprung giebt.

Als ein letztes Beispiel für die Bildung des Urmeristems aus einer Scheitelzelle betrachten wir nun noch die Vorgänge am fortwachsenden Ende einer Farnkrautwurzel, mit welcher übrigens die meisten Kryptogamenwurzeln in der Hauptsache übereinkommen. Fig. 112 *A* zeigt den axilen Längsschnitt durch eine Farnwurzel, mit der Spitze aufwärts gekehrt, aus der Scheitelzelle *v* entsteht nicht blos das Gewebe des Wurzelkörpers (*o*, *c*), sondern auch die Wurzelhaube *k*, *l*, *m*, *n*, eine Gewebemasse, welche helmartig den Vegetationspunct jeder Wurzel bedeckt. Hier gleicht die Scheitelzelle derjenigen des Stammes der Equiseten und vieler andern Kryptogamenstämme, insofern sie einen dreiseitig pyramidalen Kugelausschnitt darstellt: diese Form ist aus der Vergleichung unseres

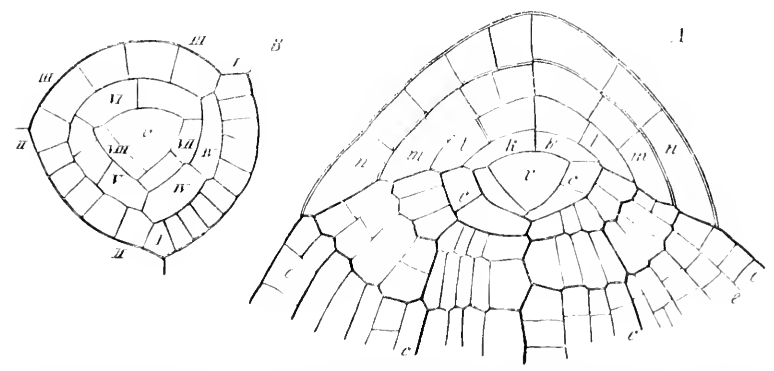


Fig. 112. Scheitelregion von Farnwurzeln: *A* Längsschnitt durch das Wurzelende von Pteris hastata; *B* Querschnitt durch die Scheitelzelle und umliegenden Segmente der Wurzel von Asplenium filix femina (nach Nägeli und Leitgeb).

Längsschnittes *A* mit dem Querschnitt *B* (*o*) hinreichend zu erkennen. Auch hier bilden sich durch successive Theilungen der Scheitelzelle drei gerade Reihen von Segmenten, die ihrer Altersfolge entsprechend in Fig. *B* mit I, II, III, u. s. w. numerirt sind; auch hier beschreibt man eine Spirale, wenn man die Mittelpuncte der consecutiven Segmente durch eine Linie verbindet. Der grosse Unterschied zwischen der Kryptogamenwurzel und dem Scheitel des fortwachsenden Kryptogamenstammes liegt aber zunächst darin, dass hier die Scheitelzelle nicht nur diese Segmente erzeugt, die als Bausteine des Wurzelkörpers selbst dienen [1]), sondern noch andere Segmente, welche die Wurzelhaube aufbauen. Diese letzteren werden durch Querwände von der Scheitelzelle so abgeschnitten, dass sie diese wie eine Kappe bedecken: jedes solche zur Wurzelhaube gehörige Segment wird daher einfach als Kappenzelle bezeichnet. Nach den Untersuchungen Nägeli's und Leitgeb's scheint es Regel, dass jedesmal, wenn drei Segmente (für den Wurzelkörper) gebildet worden sind, eine neue Kappenzelle entsteht, ohne dass indessen diese Regel streng festgehalten wird.

Die Kappenzelle wächst rasch in die Breite, wodurch ihre im Querschnitt

1) Sie sind im Längsschnitt *A* durch dickere Linien umgrenzt.

ursprünglich sphärisch dreieckige Form bald in die eines Kreises übergeht. Gleichzeitig theilt sie sich durch eine auf ihrer Grundfläche senkrechte, also der Wurzelaxe parallele Wand in zwei gleiche Hälften, in deren jeder nun abermals eine auf der vorigen senkrechte Längswand auftritt, wodurch vier, im Grundriss quadrantische Zellen entstehen. Jeder Quadrant zerfällt dann abermals in zwei Zellen (Octanten), deren weitere Theilungen nun bei verschiedenen Arten nicht mehr völlig übereinstimmen. In den auf einander folgenden Kappen sind die Quadranten nicht gleich gerichtet, sondern alternirend, d. h. die Quadrantenwände der einen Kappe weichen von denen der vorhergehenden und folgenden um 45° ab.

Das Längenwachsthum des Wurzelkörpers, insoweit es durch Theilungen der Scheitelzelle vermittelt wird, geht, wie schon angedeutet, in der Weise vor sich, dass die in spiraliger Folge auftretenden Scheidewände der Reihe nach den Seitenflächen der Scheitelzelle parallel sind. Jede Segmentzelle wird, wie am Scheitel des Equisetenstammes, durch fünf Flächenstücke begrenzt: zwei Hauptwände von dreieckiger Form, zwei oblonge Seitenwände und durch eine etwas convexe Aussenwand, auf welcher eine Wurzelkappe aufliegt. — Die erste in jeder Segmentzelle auftretende Wand steht senkrecht auf den Hauptwänden, sie ist, auf die ganze Wurzel bezogen, eine radiale Längswand. Es entstehen dadurch zwei neben einander liegende Zellen, die an Form und Grösse ungleich sind, indem die Scheidewand sich innen an eine Seitenwand, aussen an die Mitte der Aussenwand anlegt. Auf diese Weise wird der anfangs von drei Segmentzellen eingenommene Querschnitt der Wurzel in sechs Zellen oder Sextanten zerlegt (man vergl. oben die Vorgänge im Equisetenstamm); drei dieser Sextanten reichen bis in die Mitte des Querschnittes, drei damit alternirende aber nicht. Die Sextantenwände sind in Fig. 112 *B* in den Segmenten IV, V, VI, VII als Halbirungslinien der Aussenwände zu sehen, in einem tiefer genommenen Querschnitt würden sie mit den drei Seitenwänden dreier Segmente zusammen einen sechsstrahligen Stern bilden, ähnlich wie in Fig. 111 *E* (man vergl. II. Buch, Equiseten, Wurzelschema). Jede Sextantenzelle wird nun ferner zunächst durch eine der Wurzeloberfläche parallele Wand in eine Innen- und eine Aussenzelle getheilt; der Wurzelquerschnitt lässt in diesem Stadium (d. h. im entsprechenden Querschnitt unter der Spitze) also zwölf Zellen erkennen, deren sechs äussere eine peripherische Schicht, deren sechs innere einen centralen Körper bilden. Unser Längsschnitt 112 *A* zeigt die betreffende Wand bei *c c*, und man erkennt, wie dadurch die Masse des Wurzelkörpers in eine äussere Schicht *o c c* und einen inneren dicken Strang *c c c c* zerlegt wird. Aus jener entsteht durch weitere Theilungen ein Gewebe, das sich weiter rückwärts in Epidermis *o* und Rinde (zwischen *o* und *c*) differenzirt; der axile Strang *c c c c* dagegen, der aus den ferneren Längstheilungen der inneren Abschnitte der Sextanten hervorgeht, bildet den Procambiumcylinder der Wurzel, in welchem die Gefässstränge entstehen. Auch hier wird also schon durch die ersten Theilungen der jüngsten Segmente die erste Scheidung der späteren Gewebemassen bewirkt, eine Vergleichung der entsprechenden Vorgänge im Equisetenstamm ergiebt aber, dass die aus den centralen Stücken der Sextanten hervorgehende Gewebemasse eine ganz andere Bedeutung hat als dort, und ebenso ist es mit der peripherischen Schicht. Genaueres über die Entstehung der Gewebeformen der Wurzel aus diesen Theilen des Urmeristems wird bei der Behandlung der Farne und Equiseten beigebracht werden.

Zum Schluss mag noch die Bemerkung Platz finden, dass die Segmente der Scheitelzelle, wo sie zweireihig oder dreireihig entstehen, anfangs eine zur idealen Axe des Organs schiefe Lage haben, einen nach der Scheitelzelle hin offenen Winkel einschliessen; in Folge des Wachsthums aber ändert sich gewöhnlich die Lage der Segmente derart, dass sie nach und nach mehr quer zu liegen kommen und endlich, in einer gewissen Entfernung von der Scheitelzelle, die Hauptwände rechtwinklig zur Axe des Organs liegen. Es tritt dieses Verhalten bei den Fig. 111 und 112 nur unmerklich hervor, ist aber in den noch später beizubringenden Beispielen mehrfach deutlich zu sehen (Vergl. z. B. Fig. 116).

b) Vegetationspuncte ohne Scheitelzelle finden sich bei den Phanerogamen allgemein: die Scheitelregion fortwachsender Sprosse, Blätter und Wurzeln besteht hier aus einem Urmeristem, dessen Zellen im Verhältniss zum Umfang des ganzen Vegetationspunctes sehr klein und sehr zahlreich sind. Es ist bisher nicht gelungen, den Nachweis zu führen, dass auch nur die dem Scheitel nächsten Zellen sich auf eine einzige Urmutterzelle zurückführen lassen, obgleich unzweifelhaft zuweilen eine am Scheitel liegende Zelle durch etwas bedeutendere Grösse und durch ihre Umrisse sich auszeichnet. Zumal zeigt die Scheitelfläche von oben gesehen bei manchen Sprossen eine Anordnung der oberflächlichen Zellreihen, die gewissermaassen auf diese eine Zelle als auf ihre gemeinsame Urmutterzelle hinweist; aber selbst wenn sie dies wäre, was keineswegs erwiesen ist, so ist es doch andererseits durchaus unmöglich, auch die inneren Zellschichten mit Evidenz auf diese Zelle genetisch zu beziehen, und grade darin liegt die eigenthümliche Bedeutung der Scheitelzelle der Kryptogamen, dass alle Zellen des Urmeristems sich mit Evidenz als Nachkommen verschiedenen Grades aus ihr ableiten lassen.

Sowie aber bei den Kryptogamen schon durch die ersten Theilungen der Segmentzellen gewisse Schichtungen des Urmeristems vorbereitet werden, die weiter rückwärts vom Scheitel in die differenzirten Gewebesysteme übergehen, so macht sich auch bei den Phanerogamen schon frühzeitig im Urmeristem der Vegetationspuncte eine bestimmte Lagerung der Zellen geltend, derart, dass die einzelnen Schichten des Urmeristems, weiter rückwärts verfolgt, in genetische Beziehung zu dem Hautgewebe, der Rinde, den Fibrovasalsträngen treten, sich als erste Anlagen derselben erkennen lassen: die äusseren Schichten laufen hier ununterbrochen über den Scheitel des Vegetationspunctes hin, eine innere Gewebemasse des Urmeristems überwölbend, welche letztere ihrerseits zuweilen unterhalb des Scheitels in eine einzige Zelle ausläuft (bei Hippuris und Udora canadensis nach Sanio), meist aber in einer ziemlich ungeordneten Zellgruppe endigt.

Während bei den Kryptogamen mit Scheitelzelle da, wo am Vegetationspunct ein seitlicher Auswuchs (Spross, Blatt, Wurzel) sich neu bilden soll, zunächst eine deutliche Scheitelzelle sich constituirt, wölbt sich dagegen bei den Phanerogamen an der betreffenden Stelle eine ganze Zellengruppe, äussere und innere Schichten umfassend, hervor, so dass auch bei der Anlage eines Organs keine dominirende Scheitelzelle zu erkennen ist (Fig. 113, *K*, *K*). Nachdem schon Sanio[1] auf diese Verhältnisse bei den Phanerogamen eingegangen war, hat Johannes Hanstein[2]

1) Sanio in Botan. Zeitg. 1865, p. 184 ff.

2) J. Hanstein: Die Scheitelzellgruppe im Vegetationspunct der Phanerogamen. Bonn 1868.

sie ausführlicher und allgemeiner studirt, zumal auch in neuester Zeit nachgewiesen, dass selbst am Embryo der Phanerogamen die ersten Theilungen in einer Weise verlaufen, welche das Vorhandensein einer Scheitelzelle von vornherein ausschliesst, dagegen schon frühzeitig eine Differenzirung in eine äussere Schicht und einen inneren Gewebekern herbeiführt [1].

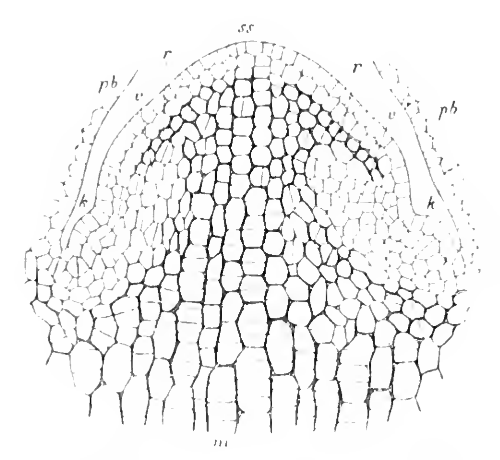



Fig. 113. Längsschnitt durch die Scheitelregion des Stammes eines Samenkeimes von Phaseolus multiflorus; *s s* Scheitel, *pb* Theile der beiden ersten Laubblätter, *kk* deren Axenknospen.

Die äussere, den Vegetationspunct sammt seinem Scheitel überziehende Schicht des Urmeristems ist die unmittelbare Fortsetzung der Epidermis der weiter rückwärts liegenden älteren Theile, sie könnte daher als primordiale Epidermis bezeichnet werden; Hanstein hat indessen schon den Namen Dermatogen dafür gebraucht. Sie ist dadurch ausgezeichnet, dass in ihr ausschliesslich Theilungen senkrecht zur Oberfläche stattfinden (erst später treten zuweilen noch tangentiale Theilungen ein, wenn die Epidermis mehrschichtig wird).

Unterhalb der primordialen Epidermis finden sich gewöhnlich eine bis mehr Schichten, die ebenso continuirlich den Scheitel überspannen, und aus denen weiter rückwärts vom Scheitel die Rinde hervorgeht (*rr* in Fig. 104); sie repräsentiren daher die primordiale Rinde; Hanstein nennt diese Schicht des Urmeristems das Periblem. — Von diesem umschlossen und überwölbt findet sich nun ein Gewebekern, der als unmittelbare Fortsetzung der Fibrovasalstränge und des von ihnen umschlossenen oder des von ihnen durchsetzten Markes zu verfolgen ist. Die Gewebeschicht, in welcher die ersten Fibrovasalstränge entstehen, die von Sanio als Verdickungsring bezeichnet wurde, entspricht also der äusseren Schicht dieses inneren Gewebekerns (den Hanstein als Plerom bezeichnet), wenn ein Mark sich bildet [2]; entsteht kein Mark, wie in vielen Wurzeln und manchen Sprossen (z. B. Hippuris, Udora u. a.), so bildet sich das ganze Plerom zu Procambium aus und dieses zu einem axilen Fibrovasalcylinder, in welchem dann zwei oder mehrere Gefässstränge und Bastbündel verlaufen.

Die Entstehung der Wurzelhaube bei Phanerogamen lässt sich nach den Untersuchungen Hanstein's und Reinke's einfach als eine am Scheitel localisirte Wucherung der primordialen Epidermis (des Dermatogens) auffassen, in der Weise nämlich, dass die den Scheitel der Wurzel überziehende Partie des Dermatogens sich periodisch auch durch tangentiale Wände theilt, auf diese Weise eine Spaltung des Dermatogens am Scheitel in zwei Zellschichten auftritt, deren äussere

1) J. Hanstein: Monatsber. der niederrh. Gesellsch. 5. Juli 1869. Ausführlicheres darüber bei der allgemeinen Charakteristik der Phanerogamen im II. Buch.

2) Man vergl. jedoch Russow l. c. p. 177 und p. 183, wonach es fraglich ist, ob diese erste Differenzirung des Urmeristems überall in derselben Weise eingeleitet wird.

zu einer (vielzelligen) Kappe der Wurzelhaube sich ausbildet, während die innere zunächst wieder als Dermatogen fungirt, bis eine abermalige Spaltung der

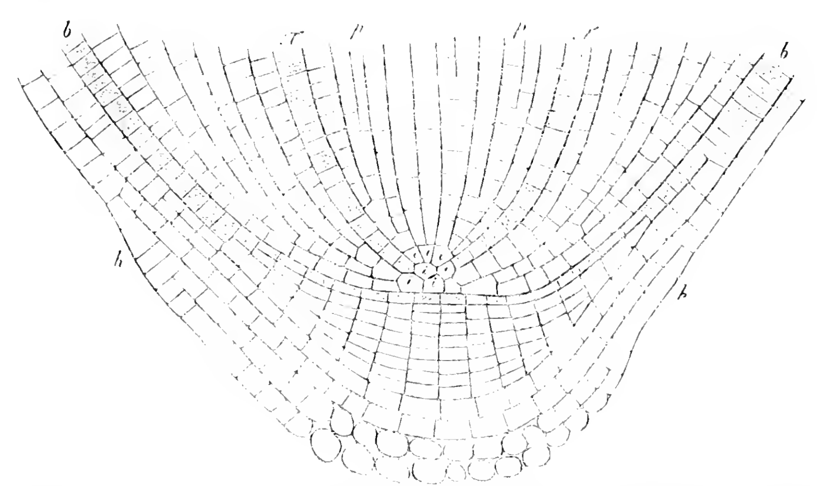



Fig. 114. Längsschnitt der Scheitelregion in der Keimwurzel von Helianthus annuus nach Reinke. — *h h* die Wurzelhaube; *b b* (dunkel gehalten) das Dermatogen; *p p* das Plerom, dessen innere dunkele Schicht *x x* das Pericambium; zwischen *x* und *b* liegt das Periblem; *i i* die Urmutterzellen, Initialen, des Periblems und Pleroms.

Schicht am Scheitel die Bildung einer neuen Kappe bewirkt, die dann ihrerseits, ähnlich wie bei den Kryptogamen, durch tangentiale Theilungen mehrschichtig wird, wie aus Fig. 114 ersichtlich ist.

Nach der hier gegebenen Darstellung, die übrigens nur an einigen Beispielen den Anfänger für Späteres vorbereiten sollte, könnte es fast scheinen, als ob die Vorgänge im Vegetationspunct der Phanerogamen von denen der Kryptogamen wirklich grundverschieden wären, eine Annahme, die ich indessen nicht theile. Einerseits weisen schon die sorgfältigen Untersuchungen von Nägeli und Leitgeb an den Lycopodiaceen (l. c.) darauf hin, dass bei diesen die Bedeutung der Scheitelzelle für die Genesis des Urmeristems eine andere wird als bei anderen Kryptogamen und sich der der Phanerogamen annähert, und andererseits lässt sich die Scheitelzelle der Kryptogamen ebenso als Ausgangspunct für die erste Differenzirung der Gewebeschichten, wie die Scheitelzellgruppe der Phanerogamen auffassen.

## Drittes Kapitel.

# Morphologie der äusseren Gliederung der Pflanzen.

§ 20. **Unterscheidung von Gliedern und Organen**[1]**: Metamorphose.** Die sehr verschieden geformten und verschiedenen physiologischen Zwecken dienenden Theile der Pflanzen, die man gewöhnlich als ihre Organe bezeichnet, können wissenschaftlich von zwei verschiedenen Standpuncten aus be-

1) Nägeli und Schwendener: das Mikroskop. Leipzig 1867. p. 599. — Hofmeister: allgemeine Morphologie der Gewächse. Leipzig 1868. § 1, 2. — Hanstein: botanische Abhandlungen aus d. Geb. d. Morph. u. Phys. Bonn 1870. Heft I, p. 85.

trachtet werden; man kann sich einmal die Frage vorlegen, inwiefern diese Theile durch ihre Form und Structur geeignet sind, ihre physiologischen Arbeiten zu verrichten?— In diesem Falle betrachtet man sie einseitig als Werkzeuge oder Organe, und diese Betrachtungsweise selbst ist ein Theil der Physiologie. Oder aber, man abstrahirt einstweilen vollständig von diesen Beziehungen, man denkt einstweilen nicht daran, ob und welche Functionen die Pflanzentheile zu erfüllen haben, und fragt nur, wo und wie sie entstehen, in welchen räumlichen und zeitlichen Beziehungen die Entstehung und das Wachsthum eines Gliedes zu denen eines anderen steht. Diese Betrachtungsweise ist die morphologische. Es leuchtet ein, dass sie ebenso einseitig ist, wie die physiologische; allein die Forschung und der Vortrag haben derartige Abstractionen hier wie überall in der Wissenschaft nöthig, und sie sind nicht nur nicht schädlich, sondern sogar das wichtigste Hilfsmittel der Forschung, wenn man sich des Verfahrens, der gemachten Abstractionen, nur immer klar bewusst ist.

In diesem Kapitel werden wir uns nun ausschliesslich und einseitig mit der morphologischen Betrachtung der Pflanzentheile beschäftigen.

Bevor wir aber auf das Einzelne näher eingehen, wird es nützlich sein, das Verhaltniss der physiologischen und morphologischen Betrachtung zu einander noch etwas genauer ins Auge zu fassen.

Die morphologische Forschung hat zu dem Ergebniss geführt, dass die unendlich mannigfaltigen Pflanzentheile, die in ihren fertigen Zuständen ganz verschiedenen Functionen angepasst sind, sich dennoch auf einige wenige Grundformen zurückführen lassen, wenn man ihre Entwicklung, ihre gegenseitige Stellung, die relative Zeit ihrer Entstehung, ihre jüngsten Zustände allein in Betracht zieht; es zeigt sich z. B., dass die dicken Schalen einer Zwiebel, die häutigen Anhängsel vieler Knollen, die Theile des Kelchs und der Blumenkrone, die Staubfäden und Carpelle, viele Ranken und Stacheln u. s. w. in diesen Beziehungen sich ganz ähnlich verhalten, wie die grünen Organe, die man schlechthin als Blätter (Laubblätter) bezeichnet; man nennt daher alle diese Gebilde ebenfalls Blätter, und diese Bezeichnung rechtfertigt sich nicht selten auch dadurch, dass manche dieser Organe unter besonderen Umständen wirklich in grüne Blätter sich umwandeln. Indem man nun die auch in der populären Sprache Blätter genannten grünen Organe (die Laubblätter) als die Urform der Blätter, als die eigentlichen Blätter gelten lässt, so erscheinen die übrigen ebenfalls als blattähnlich erkannten Gebilde nun als veränderte, umgestaltete, metamorphosirte Blätter. — Ganz ebenso verhält es sich mit den Theilen, an denen die Blätter sitzen, aus denen sie als seitliche Anhängsel hervorwachsen; sie erscheinen bald als cylindrische oder prismatische, dünne, stark verlängerte Stengel, bald als dicke, rundliche Knollen, oft sind sie verholzt und fest (Stämme), in anderen Fällen weich und schmiegsam, andere feste Körper umwindend (Hopfen) oder an diese sich fest anlegend (Ephen); auch können sie als spitze Dornen oder als Ranken (Rebe) auftreten; dies alles hängt mit der Lebensweise der Pflanze und den Functionen der genannten Gebilde zusammen; fasst man aber nur das eine Merkmal ins Auge, dass sie sämmtlich Blätter tragen, die unter ihrer fortwachsenden Spitze entstanden sind, so hat man darin eine ebenso wichtige als vollständige Uebereinstimmung, wobei man freilich einstweilen von den physiologischen Functionen und der entsprechenden Structur ganz abstrahirt; ist aber diese Abstraction ein-

mal gemacht, so kann man jene Uebereinstimmung dadurch bezeichnen, dass man alle die mit Blättern besetzten Theile mit einem gemeinsamen Namen belegt; man bezeichnet sie als Stammgebilde (Caulome) oder Axen schlechthin. In demselben Sinne also, wie z. B. die Ranke einer Erbse ein Blatt ist, so ist auch die Knolle einer Kartoffel ein Stamm oder ein Axengebilde; so wie man eine Erbsenranke als ein metamorphosirtes Blatt bezeichnet, so kann man die Kartoffelknolle einen metamorphosirten Stamm oder Stengel nennen.

Wie mit den Blättern und Axen, so ist es auch mit den Haaren; der auszeichnende Charakter der Wurzelhaare, der Wollhaare, der Stachel- und Drüsenhaare u. s. w. ist der, dass sie sämmtlich als Auswüchse von Epidermiszellen entstehen. Geht man nun einen Schritt weiter, so kann man alle als Auswüchse aus Epidermiszellen entstehenden Anhängsel anderer Theile, ihre Form und Function mag sein, welche sie will, als Haare (Trichome) bezeichnen; so sind z. B. die sogen. Spreublätter der Farne und die Sporangien derselben Trichome, oder wenn man die gewöhnlichen, fadenförmigen Haare als Grundform betrachtet, so sind es metamorphosirte Haare. Man braucht auch nicht dabei stehen zu bleiben, dass die Haare aus einer echten Epidermis hervorwachsen; man kann es für genügend erachten, dass sie überhaupt aus einzelnen oberflächlichen Zellen entstehen, und damit wird die Zahl der äusseren, als Haare zu bezeichnenden Anhängsel noch vermehrt.

Wie bei den Stämmen, Blättern, Haaren kann man auch von metamorphosirten Wurzeln reden; gewöhnlich sind sie fadenförmig, dünn und lang; zuweilen aber auch dick knollig, gewöhnlich wachsen sie unterirdisch, oft aber auch in der Luft, selbst aufwärts; indessen behalten die Wurzeln unter allen Umständen eine so auffallende Aehnlichkeit mit ihren typischen Formen, dass hier selbst das Adjectiv: metamorphosirt nur selten angewendet wird.

Diese Untersuchungsweise auf die Gefässkryptogamen und Phanerogamen angewendet, hat nun gezeigt, dass man sämmtliche Organe dieser Pflanzen auf eine dieser morphologischen Kategorien zurückführen kann; jedes Organ ist entweder Stamm (Axe) oder Blatt oder Wurzel oder Haar. Bei den Moosen kommt keine Wurzel im morphologischen Sinne vor, obgleich sie Organe besitzen, die deren Function vollkommen erfüllen; dagegen haben die meisten Moose noch Blätter, die an Stämmchen (Axen) hervorwachsen. Bei den Algen, Pilzen, Flechten hat der Pflanzenkörper gewöhnlich noch Anhängsel, die als Haare bezeichnet werden können, aber Wurzeln im morphologischen Sinne fehlen hier immer und der Begriff des Blatts, wie er bei den höheren Pflanzen abstrahirt wurde, will nicht mehr recht passen, selbst in solchen Fällen, wo die äussere Form der fertigen Theile den Laubblättern höherer Pflanzen gleicht (Laminaria digitata u. a.) Man ist nun übereingekommen, solche Pflanzengebilde, an denen die morphologische Unterscheidung von Stamm und Blatt bei dem jetzigen Stand unserer Einsicht nicht mehr durchführbar ist (dort fehlen auch immer echte Wurzeln), mit der morphologischen Bezeichnung Thallus oder Thallom zu belegen; im Gegensatz zu den Thalluspflanzen (Thallophyten) kann man dann alle Pflanzen, an denen sich Blätter morphologisch unterscheiden lassen, als Phyllophyten bezeichnen; man hat es jedoch vorgezogen, ihnen den Namen Cormophyten zu geben. Nach dem Gesagten unterscheidet sich also das Thallom nur dadurch von einem Cormophyt, dass seine etwa vorhandenen seitlichen Auswüchse nicht hinreichende morphologische Ver-

schiedenheiten von dem sie tragenden Theile darbieten, um sie als Blätter in demselben Sinne, wie bei den höher differenzirten Pflanzen bezeichnen zu können; da aber selbst bei höheren Pflanzen die morphologischen Unterschiede von Stamm und Blatt noch nicht genügend festgestellt sind, so kann eine scharfe Grenze von Thallophyten und Cormophyten nicht gezogen werden, auch ist es gewiss, dass eine solche nicht existirt.

Nehmen wir nun die Begriffe Thallom, Stamm (Caulom), Blatt (Phyllom), Haar (Trichom)[1] in dem oben angedeuteten Sinne, so kann man nicht mehr sagen, das Blatt sei das Organ für diese oder jene Function, denn Blätter können alle möglichen Functionen übernehmen; dasselbe gilt für die anderen Theile. Es ist daher jedenfalls unzweckmässig, Thallome, Stämme, Blätter und Haare schlechthin als Organe zu bezeichnen, manche derselben haben faktisch gar keine Function. Um diese der Morphologie fremde, sie verwirrende Ausdrucksweise zu vermeiden, ist es offenbar das Beste, hier überhaupt nicht von Organen, sondern von Gliedern zu reden. Glieder sind die Theile einer Form; man spricht von Gliedern einer mathematischen Formel, von den Gliedern einer Statue, weil es hier ausschliesslich auf die Form ankommt. Ebenso sind für die morphologische Betrachtung Stämme, Blätter, Haare, Wurzeln, Thallomzweige einfach Glieder der Pflanzenform; aber ein b e s t i m m t e s Blatt, ein b e s t i m m t e r Stammtheil u. s. w. kann ein Organ für diese oder jene Function sein, was zu betrachten Sache der Physiologie ist.

Die morphologische Natur eines Gliedes wird vorzugsweise an seinen ersten Entwickelungszuständen und an seiner relativen Stellung in der Reihe der Wachsthumsvorgänge erkannt; die morphologischen Begriffsbestimmungen beruhen also wesentlich auf der Entwickelungsgeschichte.

Je älter ein Glied wird, desto mehr tritt seine Anpassung an eine bestimmte Function hervor, desto mehr wird oft sein morphologischer Charakter verwischt; in ihren frühesten Zuständen sind die morphologisch gleichnamigen Glieder (z. B. alle Blätter einer Pflanze) einander sehr ähnlich, später treten alle diejenigen Unterschiede hervor, die ihren verschiedenen Functionen entsprechen. Mit Rücksicht auf diese Verhältnisse gewinnen wir nun auch eine wissenschaftlich brauchbare Definition der Metamorphose; nämlich die: d i e M e t a m o r p h o s e i s t d i e v e r s c h i e d e n e A u s b i l d u n g m o r p h o l o g i s c h g l e i c h n a m i g e r G l i e d e r d u r c h A n p a s s u n g a n b e s t i m m t e F u n c t i o n e n.

a) Die Begriffe Stamm, Blatt, Wurzel, Trichom, so wie sie jetzt in der Botanik gebraucht werden, sind aus der Betrachtung der hoch entwickelten Pflanzen hervorgegangen, wo die verschiedenen Glieder wirklich namhafte Verschiedenheiten in rein formaler Hinsicht darbieten; versucht man es aber, sie in gleicher Weise bei den weniger differenzirten Pflanzen, den Lebermoosen, Algen, Flechten, Pilzen anzuwenden, so finden sich mancherlei Schwierigkeiten, die zumal daher rühren, dass die Glieder der Thallome zuweilen auffallende einzelne Aehnlichkeiten mit Blättern, Haaren, Stämmen (selbst Wurzeln) darbieten, während wieder andere Merkmale derselben fehlen; es finden mit einem Wort Uebergänge von den morphologisch wenig differenzirten Gliedern der Thalluspflanzen zu den hoch differenzirten der Cormophyten statt; bei den Gliedern, die wir als Stamm, Blatt, Wurzel, Haare bezeichnen, sind offenbar nur die Differenzen gesteigert, die bei den mehr gleichartigen Auszweigungen der Thallome, zumal den höheren Algen, im geringeren Grade ebenfalls schon

1) Vergl. Nägeli und Schwendener: »Das Mikroskop«. II, p. 591.

auftreten; absolute Unterschiede von Thallomen und beblätterten Axen finden sich nicht; es ist daher Sache der Convenienz (oder des Tactes, wie man es gern nennt), wo man die Grenze hinverlegen will.

b) Die Ausdrücke Thallom, Caulom, Phyllom, Trichom, Wurzel bezeichnen also nach Obigem allgemeine Begriffe, bei deren Definition man von all denjenigen Eigenschaften der Glieder abstrahirt, die nur auf bestimmte Functionen berechnet sind, während man ausschliesslich einige wenige Merkmale, welche die Entstehung und gegenseitige Stellung betreffen, ins Auge fasst. Physiologisch ganz verschiedene Theile können daher morphologisch äquivalent sein, und umgekehrt können physiologisch äquivalente Organe morphologisch unter ganz verschiedene Begriffe fallen. Die Behauptung z. B., die Sporangien der Farne seien Trichome, besagt also nur, sie entstehen gleich allen Haaren aus Epidermiszellen; durch dieses Merkmal sind Haare und Farnsporangien morphologisch äquivalent. — Dagegen sind die unterirdischen Haare der Laubmoose und die echten Wurzeln der Gefässpflanzen physiologisch äquivalent, beide dienen der Nahrungsaufnahme und Befestigung der Pflanze im Boden, obgleich jene unter den morphologischen Begriff Trichome, diese unter den der Wurzeln fallen.

c) allgemeine Begriffe, wie die hier und im Folgenden betrachteten, beruhen immer auf Abstraction; es fehlt ihnen daher nothwendig die Anschaulichkeit der Einzelvorstellungen, aus denen sie durch Abstractionen gewonnen werden. Wie weit man nun die Abstraction treiben soll, ist mehr oder minder willkürlich, und das einzige Correctiv für diese Willkür liegt in der Rücksicht auf die Nützlichkeit der Begriffe für die wissenschaftliche Gedankenarbeit; am nützlichsten sind aber Begriffe, welche bei grosser Bestimmtheit der Definition, also bei grosser Klarheit, doch noch eine möglichst grosse Zahl von Einzelfällen umfassen, denn auf diese Weise wird am ehesten eine vollständige Uebersicht der Erscheinungen gewonnen, der dann erst die Einsicht in dieselben folgt. Von diesen Gesichtspuncten ausgehend sind die Begriffsbestimmungen in den folgenden Paragraphen gegeben.

§ 21. **Blätter und blattbildende Sprosse**[1]. Die Glieder des Pflanzenkörpers, welche man bei den Charen, Moosen, Gefäss-Kryptogamen und Phanerogamen Blätter (Phyllome) nennt, zeigen folgende Beziehungen zu dem sie erzeugenden Axengebilde, dem Stamm:

1) **Die Blätter entstehen immer unter dem fortwachsenden Scheitel des Stammes als seitliche Auswüchse**, entweder einzeln oder mehrere in gleicher Höhe, d. h. in gleicher Entfernung vom Scheitel; im letzten Fall bilden sie einen Quirl, dessen einzelne Blätter unter sich verschieden alt sein können, wie bei Chara, Salvinia und bei den Blattkreisen vieler Blüthen.

2) **So lange der Vegetationspunct des Sprosses am Scheitel gradlinig fortwächst, der Blätter erzeugende Sprosstheil also sich verlängert, entstehen die Blätter in acropetaler Ordnung**, d. h. so, dass jedes dem Scheitel nähere Blatt auch jünger ist als jedes entferntere; niemals entstehen in diesem Falle neue Blätter entfernter vom Scheitel als schon vorhandene. Nur wenn, wie es bei den Blüthen der Phanerogamen nicht selten geschieht, das Längenwachsthum des Sprosses am Scheitel aufhört oder schwächer wird, und wenn zugleich ein lebhaftes Wachsthum in einer Querzone

1) Nägeli u. Schwendner: das Mikroskop. Leipzig 1867. p. 599 ff. — Hofmeister: allgemeine Morph. der Gew. Leipzig 1868. §. 2. — Pringsheim im Jahrb. f. wiss. Bot. III. p. 484. Derselbe über Utricularia. Monatsber. der Berliner Akad. Febr. 1869. — Hanstein: botan. Abhandlungen. Bonn 1870. Heft 1. — Leitgeb: botan. Zeitg. 1871. No. 3. — Warming: Recherches sur la ramification des Phanerogames p. VI in Vidensk. Selsk. Skr. 5 Raekke 10 B. 1. Kjöbenhavn 1872.

oder an einer Stelle unter dem Scheitel fortdauert, können neue Blätter zwischen schon vorhandenen eingeschaltet werden [1].

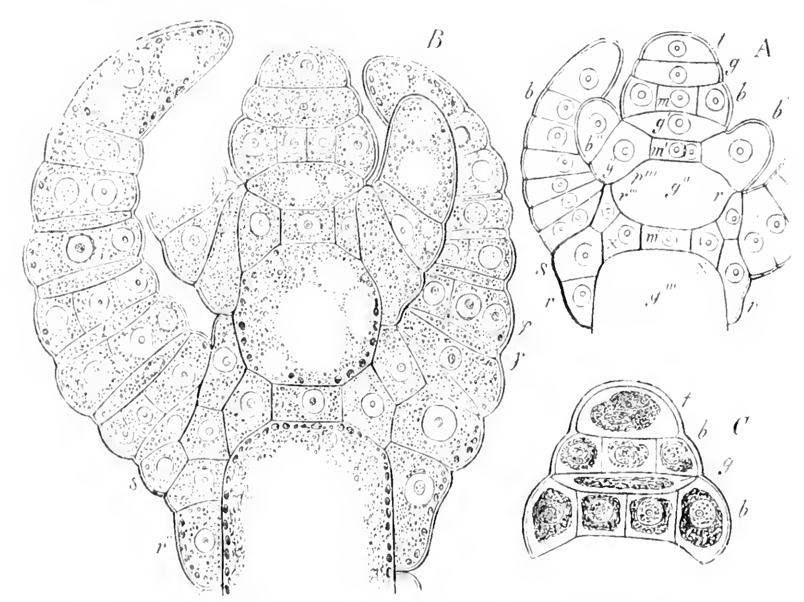



Fig. 115. Optische Längsschnitte durch die Scheitelregion dreier Hauptsprosse von Chara fragilis. — *t* die Scheitelzelle, durch Querwände Segmente bildend, deren jedes durch eine gebogene Querwand in eine untere, nicht mehr theilbare, zu einem Internodium *g'*, *g''*, *g'''* des Stammes sich ausbildende und in eine obere, den Stammknoten *m m'* und die Blätter erzeugende Zelle *b* zerlegt wird. Die Stammknotenzelle erzeugt je einen Quirl von Blättern, die unter sich verschieden alt sind. Genaueres im II. Buch bei der Gruppe der Characeen.

3) Die Blätter entstehen immer aus dem Urmeristem des Vegetationspunctes, niemals aus solchen Stellen des Stammes, die bereits aus vollständig differenzirten Geweben bestehen. Bei den Characeen, Moosen u. a. werden die Blätter dicht unter der Scheitelzelle, vor oder während der ersten Theilungen ihrer Segmente als Protuberanzen kenntlich, deren äusserer Theil eine Scheitelzelle constituirt, aus welcher die Segmente der Blätter hervorgehen, bei den Gefässkryptogamen überragt oft ein bereits vielzelliger Vegetationskegel die jüngste Blattanlage (kräftige Equisetenknospen, Salvinia, manche Farne und Selaginellen); bei den Phanerogamen (Fig. 117, 118, 119) ist dies allgemein; hier beginnt die Blattanlage nicht mit einer über den Umfang des Vegetationskegels hervortretenden Scheitelzelle, wie bei den Kryptogamen, sondern ein rundlicher oder breiter Wulst tritt hervor, der selbst bei der ersten Anlage schon aus zahlreichen kleinen theilungsfähigen Zellen besteht.

4) Die Blätter sind immer exogene Bildungen, d. h. die Blattanlage entsteht niemals ausschliesslich im Innern des Stammgewebes, niemals bedeckt von bei der Blattbildung unbetheiligten Gewebeschichten des Stammes (wie die Wurzeln und manche endogene Sprosse); bei den Kryptogamen ist es gewöhnlich eine oberflächliche Zelle (d. h. oberflächlich vor der Differenzirung der Epidermis), welche die Blattprotuberanz bildet, bei den Phanerogamen wölbt sich

1) Da derartige Vorkommnisse auf die Blüthen und Inflorescenzen der Phanerogamen beschränkt sind, so sei hier einstweilen dahin verwiesen.

eine Gewebemasse als Blattanlage hervor, welche aus einer Wucherung des Periblems, überzogen von Dermatogen, besteht (§ 19 Fig. 113). Dadurch unterscheidet sich auch die Blattanlage sofort von der des Haares; das Haar ist ein Epidermisauswuchs; da aber bei den Phanerogamen die primordiale Epidermis (Dermatogen) den ganzen Vegetationspunct auch oberhalb der Blätter überzieht, so können Haare auch über den jüngsten Blättern aus einzelnen Dermatogenzellen hervorsprossen (Utricularia nach Pringsheim); bei den Kryptogamen aber differenzirt sich das Dermatogen erst nach der Constituirung des Blattes, daher sind die Haare immer weiter vom Scheitel entfernt, als die jüngsten Blätter (Fig. 116); die oberflächliche Zelle des Stammes, welche bei den Kryptogamen zur neuen Scheitelzelle eines Blattes wird, ist keine Epidermiszelle, da sie lange vor der Differenzirung des Gewebes in Epidermis und Periblem entsteht.

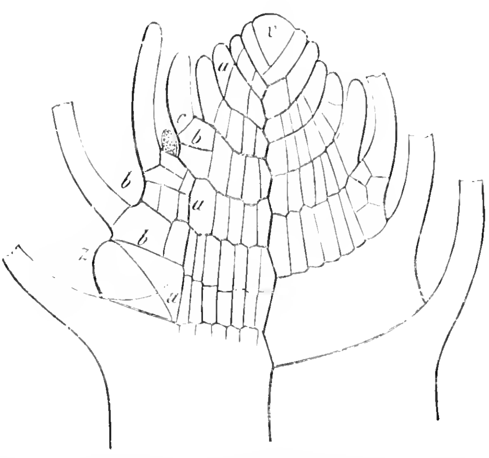



Fig. 116. Längsschnitt durch die Scheitelregion eines Stämmchens von Fontinalis antipyretica, eines in Wasser wachsenden Laubmooses (nach Leitgeb); *v* die Scheitelzelle des Sprosses, die drei Reihen anfangs schiefer, später sich quer lagernder Segmente erzeugt, die durch stärkere Umrisse bezeichnet sind; jedes Segment zerfällt zuerst durch die Theilung *u* in eine innere und eine äussere Zelle; jene erzeugt einen Theil des inneren Stammgewebes, diese die Stammrinde und ein Blatt; blattbildende Sprosse entstehen unterhalb gewisser Blätter, indem sich aus einer äusseren Zelle des Segments eine dreiseitige Scheitelzelle *Z* bildet, die dann gleich *v* drei Segmentreihen erzeugt, jedes Segment bildet auch hier ein Blatt. (Genaueres II. Buch, Laubmoose)

5) **Die Gewebebildung des ausgebildeten Blattes geht continuirlich in die des Stammes über**, und ist es unmöglich, histologisch eine Grenze zwischen Stamm und Blattbasis zu finden; dennoch nimmt man eine solche Grenze ideal an; man denkt sich die Oberfläche des Stammes unter der Blattbasis hin fortgesetzt, und den so entstandenen Querschnitt der Blattbasis nennt man die Insertion des Blattes.

Die Continuität der Gewebe tritt besonders auffallend bei den Gefässpflanzen hervor, wo die kräftiger entwickelten Blätter[1]) gleich dem Stamm aus Haut-, Grundgewebe und Fibrovasalsträngen bestehen: die Rindenschichten des Stammes biegen ohne Unterbrechung in das Blatt hinaus und bilden dessen Grundgewebe; ebenso continuirlich geht die Epidermis vom Stamm auf das Blatt über; die Fibrovasalstränge der Blätter erscheinen bei den Phanerogamen und vielen Kryptogamen geradezu als die oberen Enden der im Stamm aufsteigenden gemeinsamen Stränge (Fig. 119) und wo dies nicht der Fall ist, wie bei den Lycopodiaceen, da setzen sich doch die Basalstücke der Blattstränge so an den im Stamm verlaufenden Fibrovasalkörper an, dass gleichnamige Gewebetheile auch hier in Continuität treten.

Die Ursache der Gewebecontinuität zwischen Stamm und Blatt liegt vorwiegend in dem Umstand, dass das Blatt am Vegetationspunct des Stammes entsteht,

1) Blätter, welche frühzeitig verkümmern, als kleine Schüppchen verharren, wie sämmtliche Blätter von Psilotum und manche kleine Blattschuppen von Phanerogamen erzeugen keine Fibrovasalstränge.

wo derselbe noch ganz aus Urmeristem besteht; bei der ersten Anlage des Blattes der Gefässpflanzen betheiligen sich die äusseren Schichten des Vegetationspuncts




Fig. 117. Scheitelregionen zweier Hauptsprosse von Zea Mais. Scheitel des sehr kleinzelligen Vegetationskegels, aus welchem die Blätter $b$, $b'$, $b''$, $b'''$ als vielzellige Protuberanzen hervortreten, die bald den Stamm umfassen und tutenförmig ihn und die jüngeren Blätter einhüllen. In der Axel des drittjüngsten Blattes $b'$ ist die jüngste Zweiganlage als rundliche Protuberanz sichtbar.

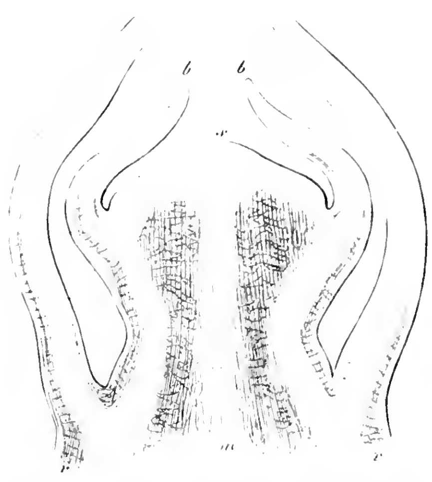



Fig. 118. Längsschnitt der Scheitelregion des Hauptstammes von Helianthus annuus, unmittelbar vor der Blüthenbildung: $s$ der Scheitel des breiten Vegetationspunctes, $b$, $b$ jüngste Blätter; $r$ Rinde, $m$ Mark.

das Dermatogen und innere Periblemlagen (§ 19) derart, dass das junge Blatt von vornherein und eo ipso als eine Wucherung dieser Gewebetheile des Stammendes erscheint. So wie nun bei zunehmendem Alter in der centralen Gewebemasse des Stammes, dem Plerom, sich Gefässbündel (zunächst in Form von Procambium) differenziren, entstehen solche auch im Gewebe des heranwachsenden Blattes, und zwar so, das die letzteren an jene sich anschliessen; dieser Anschluss kann aber so geschehen, dass die Blattstränge geradezu als die oberen Fortsetzungen derer des Stammes erscheinen: so entstehen die gemeinsamen Stränge der Phanerogamen, deren im Stamm verlaufender Theil als Blattspur bezeichnet wird (§ 18). Bei manchen Kryptogamen jedoch, wie den Lycopodiaceen und Equiseten, setzen sich die aus dem jungen Blattgewebe differenzirten Procambiumstränge so an die jungen Fibrovasalstränge des Stammes an, dass zwar eine Continuität zu Stande kommt, der gesonderte Ursprung beider jedoch auf radialen Längsschnitten durch junge Sprossgipfel deutlich wahrzunehmen ist. In beiden Fällen jedoch beginnt die Ausbildung der ersten Gefässe meist in der Gegend, wo der ins Blatt ausbiegende Strang mit dem Stammbündel sich vereinigt. — Ausser den so

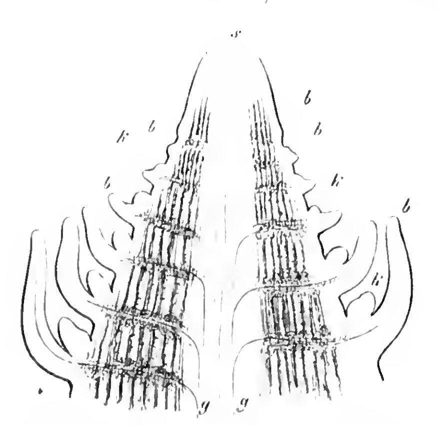



Fig. 119. Längsschnitt durch die Scheitelregion eines aufrechten Sprosses von Hippuris vulgaris. $s$ der Stammscheitel, $b$, $b$, $b$ die Blätter (in Quirlen stehend); $k$, $k$ deren Axelknospen, die sich sämmtlich als Blüthen ausbilden; $g$ $g$ die ersten Gefässe; die dunklen Partien des Gewebes bedeuten die innere Rinde mit ihren Intercellularräumen.

entstandenen *gemeinsamen* Strängen können im Stamm, wie schon § 18 gezeigt wurde, auch solche entstehen, die ausschliesslich im Stamm verlaufen und daher *stammeigene* genannt werden. Solche stammeigene Stränge können sich frühzeitig während des Längenwachsthums des Stammes bilden (Piperaceen, Nyctagineen u. a) oder sie entstehen erst in Folge des Dickenwachsthums, wenn die Blätter längst ausgebildet, ja bereits abgefallen sind (Aloineen, Menispermaceen u. a. § 18).

6) *Die Blätter wachsen gewöhnlich rascher in die Länge als der sie erzeugende Spross oberhalb ihrer Insertion* (Fig. 116, 117, 118); werden sie daher rasch nach einander angelegt, so umhüllen und überwölben sie das Sprossende und bilden so eine Knospe, in deren Centrum der blätterbildende Vegetationspunct liegt; diese Knospenbildung beruht zugleich auf dem stärkeren Wachsthum der Rückenseite (Unterseite) der Blätter in ihrer Jugend, wodurch sie auf der Innenseite (späteren Oberseite) concav und dem Stamm aufwärts angedrückt werden; erst bei völliger Ausbildung, durch die letzte Streckung ihrer Gewebe schlagen sich die Blätter, ihrer Altersfolge entsprechend, auswärts und treten so aus der Knospenlage hervor; erfahren die zwischen den Blattinsertionen liegenden Stammtheile gleichzeitig eine namhafte, oft sehr bedeutende Streckung, so rücken die aus der Knospenlage austretenden Blätter aus einander, es entsteht ein Spross mit gestreckten Internodien; in solchen Fällen pflegt die Querscheibe des Stammes, in welcher die Blattinsertion liegt, eine andere Ausbildung zu erfahren, als die zwischenliegenden Stücke; jene Zonen werden dann als Stammknoten, die Zwischenstücke als Internodien (Interfoliartheile) bezeichnet (Characeen, Equiseten, Gräser). Bleibt der Stamm zwischen den Blattinsertionen ganz unentwickelt, so besitzt er gar keine eigene freie Oberfläche, er ist ganz von Blattinsertionen eingehüllt, wie bei Aspidium filix mas; häufig scheint dies aber nur so, weil die Internodien sehr kurz sind, wie bei manchen Palmenstämmen. — Die Internodien können schon der ersten Anlage nach vorhanden sein, wenn die consecutiven Blätter oder Blattquirle in merklichen Höhenabständen über einander auftreten, wie bei Chara [1]), Zea (Fig. 117), oder sie kommen erst durch weitere Ausbildung des Stammgewebes zu Stande, wie bei den Laubmoosen (Fig. 116) und den Equiseten, wo jedes Segment der Stammscheitelzelle sich nach aussen wölbt und eine Blattanlage bildet, so dass auch die Blattanlagen unmittelbar auf einander folgen; erst durch weitere Zellbildung, Wachsthum und Differenzirung werden dann die unteren Partien der Segmente zu freien Oberflächentheilen des Stammes ausgebildet, wie besonders Fig. 116 deutlich zeigt. — Die Bildung einer Knospe im oben angegebenen Sinn unterbleibt, wenn die Blätter einerseits sehr langsam nach einander angelegt werden und andrerseits der Stamm zwischen den jüngsten Blattanlagen oder sogar schon vor der jüngsten rasch in die Länge wächst, so dass immer nur ein wenig entwickeltes Blatt in der Nähe des Scheitels steht, wie bei den unterirdisch kriechenden Sprossen von Pteris aquilina (s. II. Buch. Farne).

7) *Jedes Blatt nimmt eine andere Form an, als der es erzeugende Stamm und seine Seitensprosse*, gewöhnlich ist dies so auffällig,

---

1) Ich betrachte hier wie bei den Moosen und überall die Rinde als ursprünglich zum Stamm und nicht zum Blatt gehörend.

dass es keiner weiteren Beschreibung bedarf. Doch ist ein Punct hervorzuheben, der dem Anfänger meist Schwierigkeiten macht; es kommt nämlich nicht selten vor, dass Seitensprosse gewisser Pflanzen mit Laubblättern anderer Pflanzen eine grosse Aehnlichkeit der Form und der physiologischen Eigenschaften darbieten: so die flachen Seitensprosse, welche die Blüthen tragen bei Ruscus, Xylophylla, Mühlenbeckia platyclada u. a.; allein die Entwickelung zeigt, dass diese scheinbaren Blätter ihrer Stellung nach Seitensprosse sind, sie selbst produciren Blätter, und überhaupt sind die Blätter dieser Pflanzen ganz anders beschaffen als diese blattähnlichen Zweige. Der Ausdruck »blattähnlich« hat hier überhaupt keinen morphologischen, sondern nur einen ganz unbestimmten, populären Sinn, und es findet hier das unter 8) Gesagte seine Anwendung. Die Zweige oder blattbildenden Seitensprosse entstehen bei verschiedenen Pflanzen auf sehr verschiedene Art, sehr häufig aber haben sie mit den Blättern das gemein, dass sie ebenfalls aus dem Urmeristem des Vegetationspunctes als seitliche und exogene Auswüchse entspringen, sich in acropetaler Ordnung wie die Blätter bilden und ihre Gewebedifferenzirung mit der des Muttersprosses in Continuität setzen. Sie unterscheiden sich aber von den Blättern derselben Pflanze durch den Ort ihrer Entstehung, durch ihr wenigstens anfangs viel langsameres Wachsthum (später können sie die Blätter darin überholen) und durch ihre Symmetrieverhältnisse, die später besprochen werden sollen. Die Hauptsache aber ist, der Seitenspross wiederholt, indem er Blätter bildet, an sich selbst alle bisher genannten Beziehungen zwischen Blatt und Stamm und erscheint somit als eine Wiederholung des Muttersprosses, wobei er allerdings in anderen physiologischen Verhältnissen von diesem sich unterscheiden kann.

8) Die morphologischen Begriffe Stamm und Blatt sind correlative Begriffe, eines ohne das andere ist nicht denkbar; Stamm (Caulom) ist nur, was Blätter trägt; Blatt ist nur, was an einem Axengebilde seitlich in der unter 1)—7) genannten Weise entsteht[1]. — Alle Merkmale, welche für die Definition von Caulom und Phyllom verwerthbar sind, drücken nur gegenseitige Beziehungen beider zu einander aus, über die positiven Eigenschaften des Einen oder des Anderen wird dadurch nichts ausgesagt. Vergleicht man alle die Dinge, die man Blätter nennt, unter sich, ohne Beziehung zu ihren Stammgebilden, so findet man nicht ein einziges Merkmal, das sie unter sich alle gemein hätten und das allen Stämmen abginge. Was aber allen Blättern gemeinsam ist, das sind ihre Beziehungen zum Stamm. Die Begriffe Phyllom und Caulom können also nicht dadurch gewonnen werden, dass man die positiven Eigenschaften der Blätter unter sich und ebenso die positiven Eigenschaften der Stämme unter sich vergleicht und das Gemeinsame und Unterscheidende heraushebt, sondern diese Begriffe werden gewonnen, indem man überall die Blätter in ihren Beziehungen zu den sie erzeugenden Caulomen, die Caulome in ihren Beziehungen zu den von ihnen selbst producirten Blättern betrachtet. Mit anderen Worten, die Ausdrücke Stamm und Blatt bezeichnen nur gewisse Beziehungen der Theile eines Ganzen, des Sprosses; je grösser die Differenz ist, desto deutlicher unterscheidet man Stamm und Blatt. Das Maass der Verschiedenheit ist im Allgemeinen willkürlich, hält man sich aber

1) Es giebt z. B. Thallome, die gewissen Blattformen auffallend gleichen, wie die der Laminarien, Delesserien u. a.; sie sind trotzdem keine Blätter, da sie nicht an einem Stamme als seitliche Gebilde entstehen.

an die Pflanzen, bei denen der allgemeine Sprachgebrauch Blätter annimmt, so beruht der Unterschied der Blätter vom Stamm in den unter 1)—7) genannten Beziehungen, und dann kann man auch bei manchen Algen gewisse seitliche Auswüchse als Blätter, die sie erzeugenden Axengebilde als Caulome bezeichnen (Sargassum, Characeen). Werden aber die Verschiedenheiten der Auswüchse und der sie erzeugenden Axenbildungen geringer, fallen einzelne oder mehrere der unter 1)—7) genannten Beziehungen weg, so wird es zweifelhaft, ob man da die Ausdrücke Blatt und Stamm noch brauchen darf, und wenn endlich die Gleichartigkeit vorwiegt, so nennt man den ganzen Spross nicht mehr einen beblätterten Stamm, sondern ein Thallom. Ein verzweigtes Thallom verhält sich also zu einem blättertragenden Stamm wie ein wenig differenzirtes zu einem hoch differenzirten Ganzen.

Die Differenzirung der äusseren Formen der Glieder in Stamm und Blatt ist bis zu einem gewissen Grade unabhängig von der inneren Differenzirung, welche die Gewebeformen und Zelltheilungen bedingt, wie schon die Vergleichung der Moose und Characeen mit den Phanerogamen ergiebt. Die innere Gliederung kann auf ein Minimum von Zelltheilungen beschränkt sein oder ganz unterbleiben; im letzten Fall kann dann die einzelne Zelle als Spross auftreten, dessen seitliche Auswüchse sich wie Blätter, dessen Axengebilde sich wie Caulome verhalten, so z. B. bei der Algengattung Caulerpa. Das oben über die Continuität der Gewebe zwischen Stamm und Blatt, über den Ursprung aus dem Urmeristem Gesagte muss dann in einem erweiterten Sinne verstanden werden, indem hier an Stelle des Urmeristems der Vegetationspunct einer einzelnen am Scheitel fortwachsenden Zelle, an Stelle der Gewebedifferenzirung die Ausbildung der älteren Zellhauttheile und der Inhaltspartien tritt. Die Caulerpa besteht aus einem einzigen Zellenschlauch, der als kriechender Stamm fortwächst und seitliche blattartige Ausbuchtungen, selbst als Wurzeln fungirende Haarschläuche treibt, die sämmtlich einen continuirlichen Zellraum ohne Theilungswände umschliessen [1]).

a) So wie die Sprosse wachsen auch die Blätter anfangs am Scheitel, d. h. am freien, ihrem Ursprungsort entgegengesetzten Ende. Dieses Scheitelwachsthum dauert bei manchen Thallomen und blattbildenden Axen ins Unbegrenzte fort, bis ihm durch irgend eine äussere Ursache Einhalt geschieht; so zumal bei den Hauptsprossen der Fucaceen, pleurocarpischen Moose, den Characeen, Equiseten-Rhizome, Farnen, den Hauptstämmen von Coniferen und manchen Angiospermen; tragen die Hauptsprosse selbst Fortpflanzungsorgane, so pflegt bei Entwicklung derselben das Scheitelwachsthum zu erlöschen, wie bei vielen acrocarpen Moosen, den Fruchtstengeln der Equiseten, den inflorescenztragenden Halmen der Gräser und in allen Fällen, wo bei den Angiospermen ein Hauptspross mit Blüthe endigt. Die Seitensprosse sind gewöhnlich von begrenztem Wachsthum, sie hören nicht selten ohne irgend einen äusseren Grund auf, sich zu verlängern; besonders aber dann, wenn sie Fortpflanzungsorgane tragen, sich in Dornen umwandeln oder in ihrem Wuchs vom Hauptspross überhaupt sehr verschieden sind, wie die horizontalen Seitenzweige vieler Coniferen, die blattähnlichen Sprosse von Phyllocladus, Xylophylla, Ruscus u. a.

Bei den Blättern ist es der ganz gewöhnliche Fall, dass ihr Scheitelwachsthum frühzeitig erlischt, der Scheitel selbst verwandelt sich in Dauergewebe. Bei den Farnkräutern pflegt jedoch das Spitzenwachsthum der Blätter lange zu dauern, und bei manchen Gattungen ist es geradezu unbegrenzt, indem die Blattspitze immer entwicklungsfähig bleibt, sich nicht in Dauergewebe verwandelt, wie bei Nephrolepis; bei Gleichenia, Mertensia, Lygo-

1) Vergl. Nägeli, Zeitschr. f. wiss. Bot. und neuere Algensysteme.

dium, Guarea ist das Wachsthum der Blattspitze ähnlich wie bei vielen Sprossen periodisch unterbrochen und setzt sich in jeder Vegetationsperiode fort.

b) Ausser dem Scheitelwachsthum findet aber sowohl bei Stämmen wie bei Blättern immer noch intercalares Wachsthum statt, indem die durch jenes erzeugten Theile sich vergrössern und weiter ausbilden. Die Ausbildung der Internodien des Stammes beruht fast ausschliesslich darauf, wie schon die dichtgedrängte Stellung der Blätter und somit die Kürze der Internodien in den Knospen zeigt; das intercalare Wachsthum pflegt anfangs sehr ausgiebig zu sein, die dadurch bewirkte Volumenzunahme ist oft sehr beträchtlich, gewöhnlich hört es aber bald auf, die Gewebe differenziren sich und verwandeln sich in stationär bleibende Dauergewebe. Nicht selten bleibt aber eine basale Zone der Internodien (Gräser, Equisetum hyemale u. a.), in vielen Fällen auch die Blattbasis noch lange in jugendlichem, entwicklungsfähigem Zustand, wenn die dem Scheitel näheren Theile längst in Dauergewebe verwandelt, ausgewachsen sind. Auf diese Weise wird also ein nachträgliches und oft lange andauerndes Längenwachsthum von unten her an solchen Theilen bewirkt, die oben längst aufgehört haben zu wachsen; in besonders ausgiebiger Weise findet dies statt bei den langen und unten scheidenförmigen Blättern vieler Monocotylen (Gräser, Liliaceen u. a.), in geringerem Grade auch bei manchen Dicotylen (z. B. Umbelliferen). Wo, wie bei den Farnen und in niederem Grade bei manchen gefiederten Dicotylenblättern, das Spitzenwachsthum lange thätig ist, pflegt das basale intercalare Wachsthum bald aufzuhören, und umgekehrt dauert dieses um so länger, je früher das Spitzenwachsthum erlischt; man kann daher bei den Blättern zwei extreme, allerdings durch Uebergangsformen vermittelte Fälle unterscheiden, das vorwiegende basifugale oder apicale und das vorwiegend basilare Wachsthum.

Dauert das intercalare Wachsthum an einer Stelle der Blattfläche fort, erreicht es hier ein Maximum der Intensität und nimmt es von hier aus ab, so bildet sich eine sackartige Ausstülpung der Blattfläche, die als S p o r n bezeichnet wird und bei vielen Blumenblättern vorkommt (Aquilegia, Dielytra).

c) Bevor die aus dem Zustand des Urmeristems heraustretenden und sich differenzirenden Gewebe ihre definitiven Formen annehmen, erfolgt in den Zellen derselben gewöhnlich noch ein rasches Wachsthum, welches nicht mehr von Zelltheilungen begleitet ist; der Umfang der Zellen nimmt dabei nicht selten um das Zehn-, ja Hundertfache und mehr zu; dieser Vorgang, der vorwiegend auf rascher Zunahme des wässerigen Saftes beruht, kann als S t r e c k u n g bezeichnet werden im Gegensatz zu dem mit Zelltheilungen verbundenen Wachsthum der jüngeren Theile, das der Streckung immer vorausgeht. Auf der Streckung beruht die rasche Entfaltung der Knospentheile, die längst vorher in ihren Hauptumrissen, aber bei geringem Volumen angelegt waren. Häufig verharren die Knospen lange Zeit in einem Ruhezustand, bis dann plötzlich eine rasche Entfaltung der schon vorhandenen Blätter und angelegten Internodien eintritt; so z. B. bei der Keimung vieler Samen, und den im Sommer gebildeten, nach langer Winterruhe im Frühling austreibenden Dauerknospen vieler Bäume (Aesculus), Zwiebeln (Tulipa) und Knollen (Crocus u. s. w.).

d) Unter Längsaxe oder Wachsthumsaxe eines Gliedes ist, wie weiter unten in einem besonderen Paragraphen gezeigt werden soll, eine Linie zu verstehen, die vom Mittelpunct der Basis zu seinem Scheitel gedacht wird. In der Richtung dieser Linie ist das gesammte Wachsthum sowohl bei Blättern wie bei Stämmen gewöhnlich am ausgiebigsten, sie sind also meist länger als breit und dick. Bei den Stämmen pflegt das Wachsthum in allen Querrichtungen ungefähr gleich zu sein, sie nehmen daher Walzenformen oder prismatische oder auch knollig rundliche Formen an; es kommt aber auch vor, dass das Längenwachsthum viel langsamer fortschreitet als das in den Querrichtungen; dann wird der Stamm kuchenförmig oder tafelförmig, wie bei vielen Zwiebeln, den Knollen von Crocus und besonders den Isoeten. Nur an Seitensprossen höherer Pflanzen mit engbegrenztem Wachsthum kommt es vor, dass die Internodien in Richtung einer Fläche, welche die Längsaxe mit enthält, vorwiegend wachsen und so blattförmig werden, wie bei Ruscus, Xylophylla u. a.

Bei den Blättern überwiegt gewöhnlich das Wachsthum in allen Richtungen einer Fläche, welche den Stamm quer schneidet, und meist ist es symmetrisch rechts und links von einer Ebene, welche die Längsaxe des Blattes und die des Stammes zugleich enthält; die gewöhnliche Form der Blätter ist daher die dünner, symmetrisch in zwei Längshälften halbirbarer Tafeln. Doch giebt es auch cylindrische, rundlich knollige Blätter, bei denen also das Wachsthum in allen Querrichtungen senkrecht zur Blattaxe ungefähr gleich stark ist (z. Mesembryanthemum echinatum).

§ 22. Haare (Trichome)[1]) nennt man bei den höheren Pflanzen die allein aus der Epidermis, d. h. aus der bleibend äusseren Zellschicht der Wurzeln, Stammtheile und Blätter entstehenden Auswüchse, mögen sie einfache, schlauchförmige Ausstülpungen, Zellreihen, Zellflächen oder Gewebekörper darstellen, mögen sie als wollige Umhüllungen junger Blätter, als wurzelartige Saugorgane (Moose), als Drüsen, Stacheln oder Sporenkapseln (Farne) physiologisch verwerthet werden.

Die Haare können aus dem Urmeristem des Vegetationspunctes, aus jungen Blättern und Seitensprossen entstehen, wenn dort schon eine bleibende äussere Zellschicht als Dermatogen abgegrenzt ist, wie bei den Phanerogamen; sie entstehen aber auch auf viel älteren Theilen, deren Gewebesysteme schon weiter differenzirt, und die im intercalaren Wachsthum begriffen sind, weil in solchen Fällen die Epidermis noch lange bildungsfähig bleibt, z. B. Spaltöffnungen erzeugt und Zelltheilungen stattfinden lässt.

Gewöhnlich entstehen die Haare, wenn sie aus dem Vegetationspunct entspringen, nach den Blättern, d. h. entfernter vom Scheitel als die jüngsten Blätter; doch kommt es bei Phanerogamen auch vor, dass sie oberhalb der jüngsten Blätter dem Scheitel näher als diese auftreten, da die äusserste Zellschicht des Vegetationspunctes bereits als Dermatogen abgegrenzt ist (so bei Utricularia nach Pringsheim). Bei den Moosen und Gefässkryptogamen, wo die Blätter lange vor der Differenzirung der äussern Gewebeschichten sichtbar werden, zeigen sich auch die Haare erst später auf der Oberfläche des Stammes, entfernter vom Scheitel.

Entstehen die Haare in der Nähe des Scheitels eines Vegetationspunctes oder an einer Zone intercalaren, basilaren Wachsthums (wie die Sporangien der Hymenophyllaceen), so können sie nach einem bestimmten Stellungsgesetz angeordnet sein, was bei Haaren, die aus älteren Organen entspringen, nicht geschieht oder wenigstens nicht deutlich hervortritt.

Die Haare sind in ihrer Form immer auffallend verschieden von den Blättern und Seitensprossen derselben Pflanze, wenn sie auch zuweilen gewisse Aehnlichkeiten mit denen anderer Pflanzen haben. Meist ist die Massenentwicklung des einzelnen Haares der des erzeugenden Gliedes gegenüber verschwindend gering, selbst die Masse aller Haare eines Blattes, einer Wurzel, eines Stammes pflegt dem Gewicht derselben gegenüber ganz unbeträchtlich zu sein.

a) Die Wollhaare und Drüsenhaare in den Knospen zeichnen sich durch ein auffallend rasches Wachsthum aus, sie sind oft lange, bevor sich die Knospentheile entfalten, fertig gebildet, dann aber sterben sie meist ab; viel langsamer bilden sich die bleibenden Haare,

---

[1]) Rauter: zur Entwickelungsgeschichte einiger Trichomgebilde. Wien 1871. p. 33. — Vergl. auch § 15 und § 19 b. — Warming: sur la différence entre les trichômes et les epiblastèmes d'un ordre plus élévé (extrait des »Videnskabelige Meddelelser« de la société d'hist. nat. de Copenhague No. 10—12. 1872.

welche während der Lebensdauer der Blätter sich erhalten und durch Mannigfaltigkeit der Formen ausgezeichnet sind; die Wurzelhaare bilden sich in beträchtlicher Entfernung vom Vegetationspunct der Wurzel, oft 1—2 Cm. hinter dem Scheitel und sterben meist nach einigen Tagen oder Wochen wieder ab, so dass ältere Wurzeltheile auch annueller Pflanzen frei von lebenden Haaren sind, es hängt dies mit der Thätigkeit der Wurzeln im Boden zusammen.

Die aus den Stengeln der Laubmoose entspringenden Wurzelhaare sind durch ein langandauerndes Scheitelwachsthum und vielfach wiederholte Verzweigung ausgezeichnet; sie sind durch schiefe Querwände gegliederte Zellreihen, die in physiologischer Hinsicht das Wurzelsystem der Gefässpflanzen ersetzen. Diese Wurzelhaare der Moose sind ausserordentlich bildungsfähig und verhalten sich in mancher Hinsicht wie das Protonema, eine den Moosen eigenthümliche Propagationsform; sie erzeugen, wie dieses, Brutknospen, die, ans Licht gebracht, zu beblätterten Stengeln auswachsen; kommen die Wurzelhaare selbst auf die Oberfläche (z. B. durch Umdrehen eines Rasens), so treiben sie chlorophyllreiche Zellreihen, aus denen ebenfalls Moosknospen entstehen.

b) Die Thallophyten bilden, wenn sie aus Gewebekörpern bestehen, ebenfalls echte Haare wie die Cormophyten; wenn aber das Thallom nur aus einer Zellschicht besteht, oder gar wie bei Caulerpa u. a. nur eine Zelle ist, so kann von einer äusseren, der Epidermis entsprechenden Schicht nicht mehr die Rede sein, und somit können auch haarähnliche Auswüchse derselben nicht mehr in demselben Sinne wie bei den höheren Pflanzen als Trichome betrachtet werden. Dennoch spricht man auch in solchen Fällen von Haaren, wenn die Auswüchse dünn und lang, chlorophyllfrei und dem sie erzeugenden Thallus sonst unähnlich sind. — Andererseits finden sich bei hochorganisirten Pflanzen Gebilde, welche sich in ihren physiologischen, z. Th. auch morphologischen Verhältnissen manchen Haarformen eng anschliessen, von echten Haaren aber dadurch verschieden sind, dass sie nicht aus einzelnen Epidermiszellen entstehen, sondern massige Auswüchse des unter der Epidermis liegenden Gewebes sind, die aber von einer Fortsetzung jener überzogen bleiben. Solche Gebilde, die man etwa durch den Ausdruck Emergenzen unterscheiden könnte, sind nach Rauter die Stacheln[1]) und »Köpfchenhaare« der Rosen, also wohl auch die der Rubusarten; ihnen schliessen sich die Stacheln, Warzen, Tuberkeln, Höcker auf der Oberfläche zahlreicher Früchte (nach Warming z. B. von Datura Stramonium, nach meinen Beobachtungen auch die von Ricinus) an. Ebenso gehören hierher die »Bärte« mancher Blumenblätter (nach Warming z. B. die von Menyanthes trifoliata), die sogen. Drüsenhaare auf den Laubblättern von Drosera, die Nadeln unter dem Kelch von Agrimonia Eupatorium, so wie auch der Pappus der Compositen. In kräftigere derartige Emergenzen können sich Auszweigungen der Gefässbündel der sie erzeugenden Organe hineinziehen, wie bei Drosera, Datura. Den Blättern und Zweigen der Phanerogamen gleichen sie durch ihre angegebene Entstehung und Gewebebildung, den Haaren durch ihre oft sehr späte Anlage, durch ihr Vorkommen auf Stengeln und Blättern und ihre oft unregelmässige Stellung unter sich und auf jenen. — Diese Emergenzen unter den Begriff der Trichome aufzunehmen, und diese nun in zwei Unterarten: Emergenzen und Haare zu unterscheiden, wie es Warming (l. c. p. 27) thut, halte ich, wenn auch nicht für falsch, so doch für unzweckmässig, weil dann jede Definition des Begriffs: Trichom ganz unmöglich wird; scharf definirte Begriffe sind aber das erste und unentbehrlichste Requisit der Wissenschaft. Die Thatsache, dass die Emergenzen als Uebergangsgebilde zwischen Trichomen sensu strictiori und Blättern oder seitlichen Axen sich deuten lassen, berechtigt noch nicht, sie mit unter die Trichome aufzunehmen, ebenso gut könnte man sie aus demselben Grunde als Auszweigungen der Blätter und Caulome betrachten. Wenn überhaupt das Vorkommen von Uebergangsgebilden uns abhalten sollte, gewisse Gruppen von Gliedern scharf zu unterscheiden, so müssten wir auch die Unterscheidung der Phyllome und Caulome, endlich auch die der Caulome und Wurzeln aufgeben,

1) Ueber die mit den Stacheln nicht zu verwechselnden Dornen vergl. § 28.

denn auch sie bieten Uebergangsbildungen dar. Gerade weil die Natur überall Uebergänge schafft, ist es für die Forschung nothig, scharf definirte Begriffe aufzustellen. Begriffe sind ja nicht Objecte, sondern Mittel, die Objecte zu ordnen und uns über sie zu verständigen.

§ 23. Wurzeln[1]) nennt man in der botanischen Morphologie, abweichend vom populären Sprachgebrauch, nur solche Auswüchse des Pflanzenkörpers, welche sich an ihrem fortwachsenden Scheitel mit der bereits § 19 beschriebenen Wurzelhaube, bekleiden. Die Wurzeln bilden keine Blätter oder andere exogene blattähnliche Gebilde; dagegen wachsen ihre Epidermiszellen gewöhnlich zu langen Schläuchen, den Wurzelhaaren, aus. — Der Scheitel jeder sich neu constituirenden Wurzel liegt unter der Oberfläche des Organs, aus welchem die

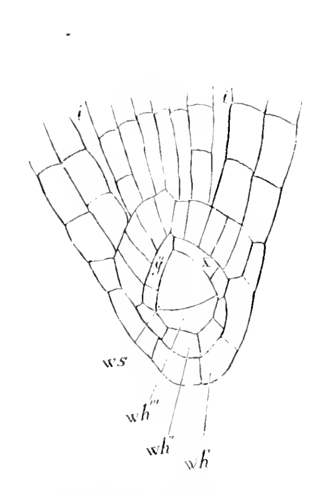



Fig. 120. Längsschnitt der jungen Hauptwurzel des Embryos von Marsilia salvatrix, *ws* die Scheitelzelle, *wh'*, *wh''*, *wh'''* die noch einfachen Kappen der Wurzelhaube. — *x*, *y* die letzten Segmente des Wurzelkörpers, *i i* Intercellularräume.

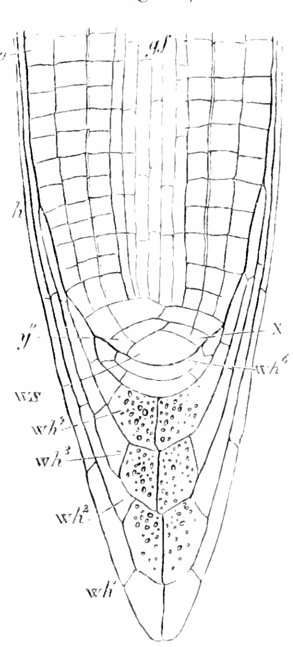



Fig. 121. Längsschnitt einer etwas älteren Hauptwurzel von Marsilia salvatrix. *ws* Scheitelzelle, $wh^1 + wh^2$ die ersten, $wh^3 + wh^4$ die zweite, $wh^6$ die dritte Wurzelkappe; jede Kappe ist zweischichtig geworden. — *xy* die jüngsten Segmente des Wurzelkörpers; *o* Epidermis, *gf* Fibrovasalstrang derselben. — *h* die am weitesten zurückreichenden Theile der Wurzelhaube.

Wurzel hervorgeht,[2]), gewöhnlich ist die eben entstehende Wurzel von dicken Gewebeschichten bedeckt, die sie bei weiterem Wachsthum durchbricht. Die Wurzeln sind also immer endogene Neubildungen, wodurch sie sich von allen Trichomen, Blättern und den meisten Seitensprossen unterscheiden.

Die Wurzeln kommen nur bei solchen Pflanzen vor, deren Gewebe von Fibrovasalsträngen durchzogen ist, und dem entsprechend enthalten sie selbst

1) Nägeli und Leitgeb in Nägeli's Beiträgen zur wiss. Bot. Heft IV. 1867. — Hofmeister: allgem. Morphologie der Gew. Leipzig 1868. § 5. — Hanstein: bot. Abhandlungen. Bonn 1870. Heft I. — Dodel: Jahrb. f. wiss. Bot. VII. p. 149 ff. — Reinke: Wachsthumsgesch. der Phanerogamenwurzel in Hanstein's bot. Untersuch. Heft III. Bonn 1871. — Ph. van Tieghem: récherches sur la symmétrie de la structure des pl. vasc. I fasc. la racine. Paris 1871 (auch Ann. des sc. nat. 5e série T. XIII).

2) Ich wähle diesen Ausdruck, weil er auch auf die Hauptwurzel des Embryos der Gefässkryptogamen zu passen scheint.

auch immer Fibrovasalstränge; diese letzteren aber zeichnen sich vor denen des Stammes und der Blätter dadurch aus, dass die ersten Gefässe näher der Peripherie des Stranges sich bilden, worauf später weiter nach innen neue Gefässe, also bezüglich des Wurzelquerschnittes centripetal gebildet werden. Die Phloëmbündel liegen in den Lücken zwischen den primären Vasalsträngen am Umfang des Fibrovasalkörpers (§ 16, 18).

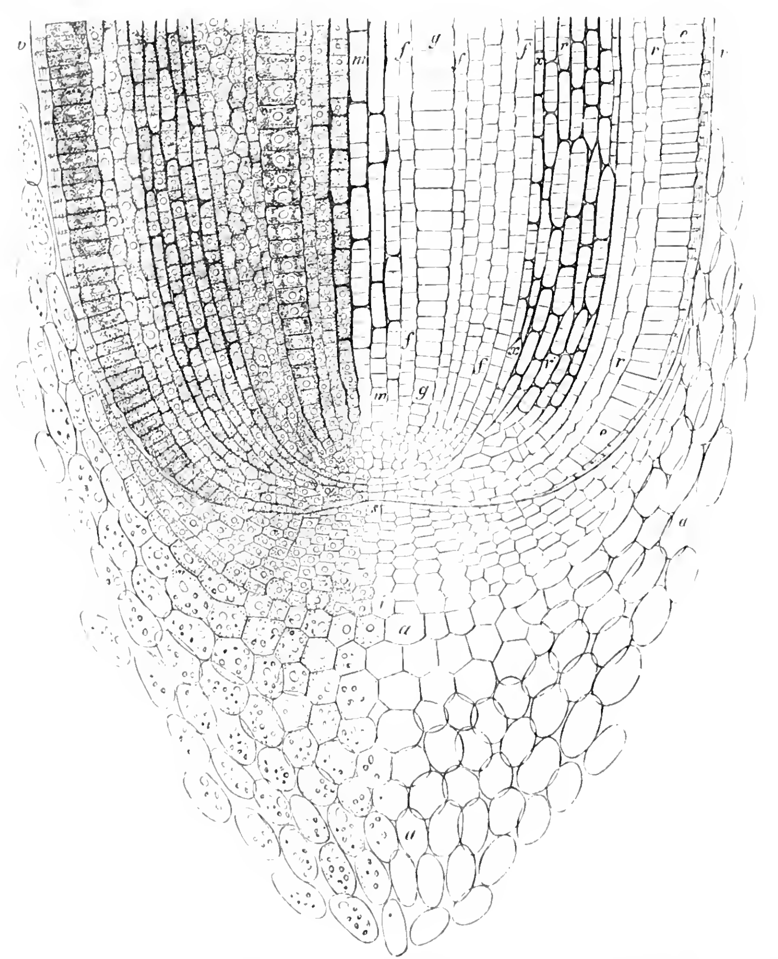


Fig. 122. Langsschnitt durch eine Wurzelspitze von Zea Mais. — *a a* aussere, altere Kappe der Wurzelhaube, *i i* innere, jungere Kappe. — *s* Scheitel. — *m g f* das Plerom. — *m* wird Mark, *g* Gefäss, *f* Holz. — *r r* die Rinde, aus dem Periblem am Scheitel entstehend. — *e e* die Epidermis, die sich am Scheitel in das Dermatogen fortsetzt. — *r r* verdickte Aussenwände der Epidermis. — Die Entstehung der Wurzelhaube aus dem Dermatogen ist hier undeutlich: die Fig. wurde lange vor dieser Entdeckung gezeichnet.

Obgleich übrigens die Wurzeln bei den Gefässpflanzen, den höheren Kryptogamen und Phanerogamen allgemein verbreitet sind, kommen doch auch in diesen Gruppen einzelne Arten vor, denen sie gänzlich fehlen; so unter den Rhizocarpeen der Gattung Salvinia, unter den Lycopodiaceen der Gattung Psilotum; unter den Orchideen ist Epipogum Gmelini und Corallorrhiza innata wurzellos; auch die kleine Lemna arrhiza bildet keine Wurzeln, ist aber auch ohne Gefässbündel.

Bezüglich des Orts ihrer Entstehung geniessen die Wurzeln eine ausserordentliche Freiheit; gewöhnlich wird schon eine Wurzel am jungen, aus dem befruchteten Ei hervorgehenden Embryo gebildet (nicht bei den Orchideen); sie erscheint am Hinterende des embryonalen Stammes und mag allgemein als Hauptwurzel bezeichnet werden, gleichgiltig, ob sie schwächlich bleibt und bald abstirbt, wie bei den Kryptogamen und Monocotylen, oder ob sie kräftiger, als alle übrigen Wurzeln fortwächst, wie bei vielen Dicotylen. — Ausser dieser ersten Wurzel bildet sich aber gewöhnlich noch eine sehr grosse Zahl Nebenwurzeln oder Wurzeln schlechthin (da es tausendmal mehr Nebenwurzeln als Hauptwurzeln giebt und sie für die Pflanzen auch viel wichtiger sind als jene, ist es überflüssig, sie mit einem Beinamen zu bezeichnen, wo es nicht der Gegensatz zur Hauptwurzel erfordert). Sie entstehen im Innern der Hauptwurzeln, der Nebenwurzeln, in Stämmen und Blattstielen. Die Hauptwurzel mit ihren Nebenwurzeln, oder irgend eine Wurzel mit ihren Seitenwurzeln mag als ein Wurzelsystem bezeichnet werden. Abgesehen von vielen Dicotylen mit bleibendem, stark entwickeltem Hauptwurzelsystem, entspringt die Mehrzahl der Wurzeln aus den Stämmen, besonders wenn diese kriechen, schwimmen, klettern oder Zwiebeln und Knollen bilden. Bei den Baumfarnen ist der Stamm oft ganz dicht mit einem Filz dünner Wurzeln seiner ganzen Länge nach bedeckt. Bei Farnen mit dicht gedrängten Blättern, ohne freie Stammoberfläche entspringen die Wurzeln ausschliesslich aus den Blattstielen, so z. B. bei Aspidium filix mas, Asplenium filix femina, Ceratopteris thalictroides u. a.; zuweilen bewurzeln sich Blattspreiten (Mertensia)[1]. — Wenn der Stamm deutlich ausgebildete Knoten und Internodien besitzt, so pflegen die Wurzeln aus jenen hervorzukommen, so z. B. ausschliesslich aus den Knoten bei den Equiseten, vorwiegend bei Gräsern.

Beachtet man die Natur der Gewebe, aus denen die Wurzeln entspringen, so zeigt sich, dass sie entweder aus dem Urmeristem oder aus theilweise differenzirten Gewebemassen oder endlich aus Folgemeristem, welches zwischen ganz differenzirten Schichten eingeschlossen ist, entspringen. Aus ganz indifferentem Urmeristem entstehen die Hauptwurzeln der Embryonen; nahe am Vegetationspunct fortwachsender Wurzeln, wo deren Gewebedifferenzirung erst beginnt, entstehen, wie Nägeli und Leitgeb gezeigt haben, die Seitenwurzeln der Kryptogamen; ähnlich ist es bei den Phanerogamen; aber auch Stämme können in der Nähe ihres Vegetationspunctes, wo ihr Urmeristem eben erst anfängt, sich zu differenziren, Wurzeln erzeugen, so geschieht es bei den kriechenden Stämmen der Rhizocarpeen und bei Pteris aquilina; viel weiter rückwärts von den Vegetationspuncten, wo das Gewebe schon vollständig differenzirt ist, bilden sich Wurzeln aus einem Folgemeristem in älteren Stammtheilen, zumal dann, wenn Ver-

---

1) Ein am Kissen abgeschnittenes Blatt von Phaseolus multiflorus entwickelte in Wasser gestellt aus dem Kallus am durchschnittenen Kissen ein reiches Wurzelsystem und blieb Monate lang lebendig. Nach van Tieghem erzeugen die Cotyledonen von Helianthus annuus, Phaseolus multiflorus, Cucurbita maxima, Mirabilis Jalappa u. a. auf feuchtes Moos gelegt bei 22—25° C. in wenigen Tagen zahlreiche Wurzeln; dies thun selbst zerschnittene Cotyledonen, bei denen die Wurzeln aus den Querschnitten an den Gefässbündeln hervortreten. Ich selbst sah eine zu dick mit Erde bedeckte Keimpflanze von Cucurbita aus ihren Cotyledonen lange Wurzeln treiben. — vgl. ferner Dodel: Jahrb. f. wiss. Bot. VIII p. 177.

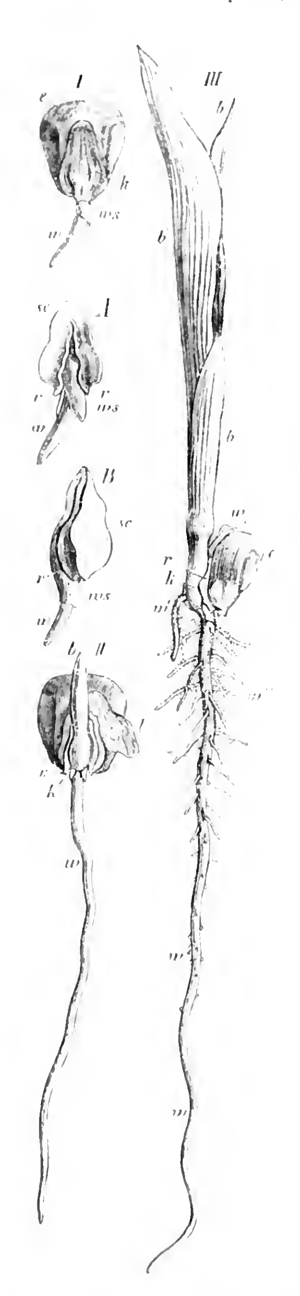



Fig. 123. Keimung von Zea Mais nach der Reihenfolge *I, II, III*. *A* u. *B* der Keim aus *I* frei präparirt, in *A* von vorn, in *B* von der Seite. *w* die Hauptwurzel, *ws* ihre Wurzelscheide, *w'*, *w''*, *w'''* Nebenwurzeln. *e* der mit Endosperm erfüllte Theil des Samens, *k* Keimknospe, *sc* Scutellum des Embryos, *rr* dessen klaffende Ränder; *b b' b''* die ersten Blätter der Keimpflanze (natürl. Grösse).

stümmelungen stattgefunden haben oder die Umgebung dunkel und feucht wird.

Die Reihenfolge der Entstehung der Nebenwurzeln ist in den Mutterwurzeln der Kryptogamen, wo sie nahe am Scheitel der letzteren entstehen, nach Nägeli und Leitgeb eine entschieden acropetale, wahrscheinlich werden hier niemals neue Wurzeln zwischen schon vorhandenen in der Mutterwurzel angelegt. Aehnlich ist es wahrscheinlich immer da, wo Wurzeln im Urmeristem oder doch nahe dem Vegetationspunct der Stämme erzeugt werden (Pilularia, Marsilia, Cereus u. s. w.). Aber auch wo sie weiter entfernt vom Scheitel entstehen, wie die Nebenwurzeln in der Hauptwurzel der Phanerogamen und in manchen Stämmen (Zea Mais u. a.), da erscheinen sie gewöhnlich in acropetaler Ordnung, aber durch spätere Störungen können Wurzeln adventiv, d. h. in unregelmässigen Stellungen, auftreten, so ganz besonders an älteren Hauptwurzeln von Dicotylen.

Die Nebenwurzeln entstehen gewöhnlich auf der Aussenseite der Fibrovasalstränge; der Fibrovasalstrang der Nebenwurzeln setzt sich dann an den des Mutterorgans rechtwinkelig oder fast so an, die Rinde tritt mit der des letzteren nur unvollständig, die Epidermen gar nicht in Continuität. Anders ist dies bei den Hauptwurzeln der Embryonen, die sich zeitig und meist so nahe der Oberfläche des Embryos bilden, dass gewöhnlich eine vollständige Continuität aller Gewebesysteme zwischen Stamm und Hauptwurzel ermöglicht wird; bei den Gräsern und einigen anderen Phanerogamen entsteht aber schon die erste Wurzel so tief im Innern des Embryonalkörpers, dass sie am ausgebildeten Keim des reifen Samens von einer dicken sackartigen Gewebeschicht (Fig. 124 *ws*) umkleidet ist, welche bei der Keimung durchbrochen wird (Fig. 123 *ws*); sie ist unter dem Namen Wurzelscheide (Coleorrhiza) bekannt; ähnliche Bildungen kommen auch bei den ersten Nebenwurzeln der Keimpflanzen von Allium Cepa und sonst hin und wieder vor. Sonst aber pflegen die tiefer im Gewebe

entstandenen Nebenwurzeln die sie bedeckenden Gewebeschichten einfach zu durchbrechen und dann aus einem zweilippig klaffenden Spalt hervorzuragen.

Die typische Form der Wurzeln ist die fadenförmig cylindrische, ihr Querschnitt ist, wenn sie nicht von aussen gedrückt werden, meist kreisrund. Nur wenn die Wurzeln ein nachträgliches Dickenwachsthum erfahren und als Reservestoffbehälter dienen, wie bei vielen Dicotylen und manchen Monocotylen, verwandelt sich die fadenartige Grundform in die Spindelform oder in die knolliger Anschwellungen (Rüben, Wurzelknollen von Dahlia, Bryonia, Asphodelus u. a.).

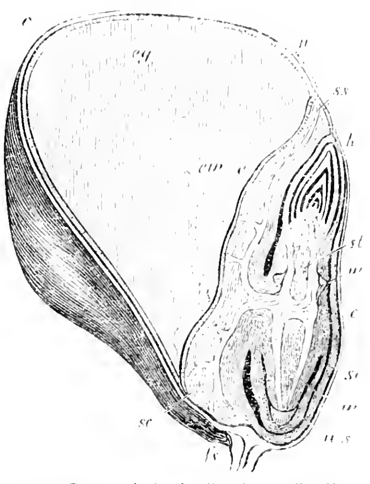


Fig. 124. Langsschnitt der Frucht von Zea Mais, ungefähr 6mal vergr. *c* Fruchtschale, *n* Ansatz der Narbe, *fs* Basis der Frucht, *eg* gelblicher fester Theil des Endosperms, *ew* weisser, lockerer Theil desselben; *cs* Scutellum des Keimes, *ss* Spitze desselben, *e* dessen Epithel; *k* Keimknospe, *w* (unten) die Hauptwurzel, *ws* deren Wurzelscheide; *w* (oben) Nebenwurzeln aus dem ersten Internodium des Keimstengels *st* entspringend.

Die Wurzeln bilden nur selten (z. B. bei Menyanthes) und auch dann nur geringe Quantitäten von Chlorophyll; meist sind sie ganz farblos, nicht blos wenn sie im Boden wachsen, sondern auch im Wasser und in der Luft.

Ein nachträgliches basilares Wachsthum, während scheitelwärts liegende Querschnitte schon in Dauergewebe verwandelt sind, wie bei vielen Blättern und Internodien, scheint bei den Wurzeln niemals vorzukommen, obgleich das intercalare Wachsthum hinter dem Scheitel oft lange andauert (Lycopodiaceen nach Nägeli und Leitgeb): unmittelbar hinter dem aus Urmeristem bestehenden Endstück der Wurzel tritt die Streckung der Gewebe ein, eine Einrichtung, durch welche die Verlängerung im Boden wesentlich erleichtert wird.

a) Die Hauptwurzel der meisten Phanerogamen-Embryonen macht den Eindruck, als ob sie vollständig oberflächlich wäre, als ob ihre Spitze das wirkliche Hinterende des embryonalen Stammes wäre; allein die erste Anlage ist dennoch endogen, denn das Hinterende des Embryos steht bei den Phanerogamen mit dem »Vorkeim« in Verbindung und bedeckt von diesem entsteht die Hauptwurzel; Genaueres darüber ist bei der Charakteristik der Phanerogamen (II. Buch) nach den Untersuchungen Hanstein's über die Embryobildung mitgetheilt. — Eher könnte man an der endogenen Entstehung der Hauptwurzel der Farne und Rhizocarpeen zweifeln; wenn man aber beachtet, dass die Wurzel erst dann als solche constituirt ist, wenn die Scheitelzelle die erste Haubenkappe abgegliedert hat, so liegt auch hier der Scheitel der neuen Wurzel gleich anfangs im Innern des Embryonalgewebes (man vergl. die betreffenden Abbildungen der Farn- und Rhizocarpeen-Embryonen im II. Buch).

b) Die Entstehung der Seitenwurzeln in einer Mutterzelle findet immer am Umfang des axilen Fibrovasalcylinders (des Pleromstranges) der Letzteren statt und zwar liegen die Puncte der Neubildung (mit wenigen Ausnahmen bei den Phanerogamen) auf der Aussenseite der Gefässstränge, so dass jedem Strang eine Längsreihe von Nebenwurzeln entspricht, die in acropetaler Folge hinter dem fortwachsenden Ende der Mutterwurzel entstehen. — Zwischen den Kryptogamen (Farnen, Marsiliaceen und Equiseten)[1] und Phanerogamen

1) Bei den Lycopodiaceen (und Ophioglosseen nach van Tieghem) bilden sich keine Seitenwurzeln in den Wurzeln, vielmehr findet hier dichotomische Verzweigung der Wurzeln statt,

treten einige Unterschiede jedoch insofern hervor, als bei jenen die Wurzelanlagen aus der innersten, den Fibrovasalstrang umhüllenden Rindenschicht (der Pleromscheide) entspringen, während es bei den Phanerogamen das von der Pleromscheide umhüllte Pericambium (§ 16 und 18) ist, welches die neuen Wurzelanlagen erzeugt. Entsprechend der Eigenthümlichkeit der genannten Kryptogamen, ihre neuen Organe aus je einer einzigen Urmutterzelle hervorgehen zu lassen, sind es auch immer einzelne Zellen der Pleromscheide, aus welchen bei ihnen je eine Wurzelanlage sich bildet, während bei den Phanerogamen sofort mehrere Zellen des Pericambiums sich an der Uranlage jeder Nebenwurzel betheiligen. Ein weiterer Unterschied liegt ferner darin, dass die Symmetrieebene der Nebenwurzeln bei den Kryptogamen rechtwinkelig zu der der Mutterzelle steht, bei den Phanerogamen dagegen mit ihr zusammenfällt, wenn Mutter- und Seitenwurzel nämlich nur je zwei Gefässstränge enthalten (van Tieghem).

Bei den Farnen, Marsiliaceen und Equiseten, wo die Wurzel mit einer Scheitelzelle fortwächst, welche sich nach drei Seiten hin segmentirt und ab und zu Kappenzellen zum Wachsthum der Haube abgiebt (§ 19), beginnt die Anlage der Seitenwurzeln damit, dass sich in den dazu prädestinirten Zellen zunächst einige Zelltheilungen vollziehen, durch welche eine dreiseitig pyramidale Zelle mit nach aussen gekehrter Basis entsteht, die sich nun sofort als Scheitelzelle der jungen Wurzel beträgt. Diese prädestinirten Mutterzellen der Seitenwurzeln liegen in der Pleromscheide des axilen Stranges, vor den Gefässgruppen desselben, von deren äussersten Gefässen sie also durch das Pericambium getrennt sind; in diesem finden später weitere Umbildungen statt, durch welche der Fibrovasalcylinder der Seitenwurzel mit dem der Mutterwurzel verschmilzt, was bei den Equiseten jedoch nicht geschieht, da hier das Pericambium fehlt.

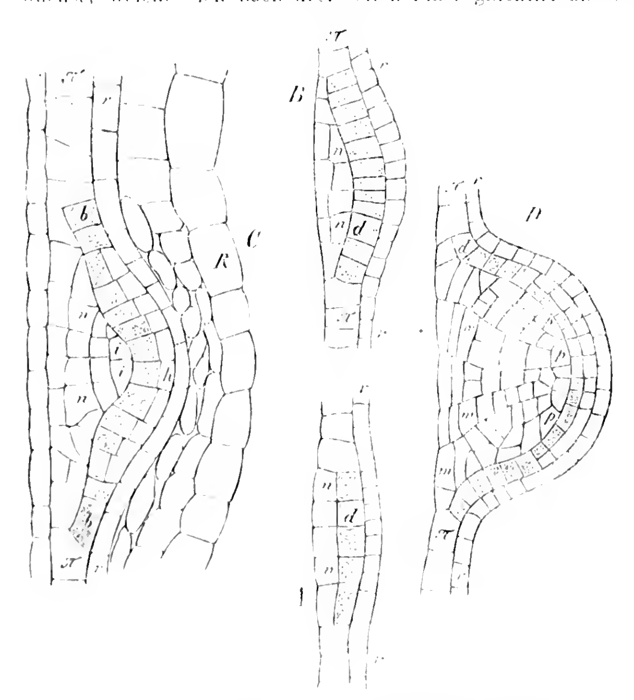



Fig. 125. Entstehung der Seitenwurzeln in einer Mutterwurzel von Trapa natans nach Reinke. — A das von der innersten Rindenschicht begrenzte Pericambium $x$ spaltet sich in Dermatogen $d$ und eine innere Schicht, die bei $B$ bereits nochmals getheilt ist. — $C$ junge Wurzel im Gewebe der Mutterwurzel eingeschlossen; $R$ Rinde der letzteren, $x$ das Pericambium der Mutterwurzel, aus welchem die Nebenwurzel entstanden ist; $h$ deren erste Wurzelhaube, $d$ ihr Dermatogen. — $D$ weiter entwickelte Nebenwurzel, nur von der innersten Rindenschicht $r$ der Mutterwurzel umgeben; $p\ p$ ihr Periblem, in der Mitte das Plerom $m\ m$.

Auch bei den Phanerogamen ist es, wie erwähnt, allgemeine Regel, dass die Seitenwurzeln auf der Aussenkante der Gefässstränge der Mutterwurzeln entstehen. Davon machen jedoch nach van Tieghem zunächst die Gräser eine Ausnahme, insofern bei ihnen das Pericambium an der Aussenkante der Vasalstränge fehlt; die neuen Wurzeln entstehen daher auf der Aussenseite der zwischen

indem sich der von der Wurzelhaube umhüllte Vegetationspunct in zwei Vegetationspuncte spaltet, deren jeder seine eigene Wurzelhaube bildet (Fig. 138).

jenen liegenden Phloëmbündel, wo sich Pericambium vorfindet. Auch die Umbelliferen und Araliaceen verhalten sich anders: bei ihnen liegt vor der Aussenkante jedes Gefässstranges ein Secretionscanal im Pericambium; die Seitenwurzeln bilden sich daher rechts und links von je einem Strang oder geradezu in der Mitte zwischen je zwei Strängen, also auf der Aussenseite der Phloëmbündel.

Bei den Phanerogamen beginnt (nach Reinke) die Anlage einer Seitenwurzel damit, dass mehrere Zellen des Pericambiums der Mutterwurzel sich durch tangentiale Wände spalten, so dass an dieser Stelle das Pericambium zweischichtig wird (Fig. 125 *A*); die äussere Schicht constituirt sich nun sofort als Dermatogen (*d*), welches später durch tangentiale Theilungen die Wurzelkappen bildet, indem jedesmal die äussere Zellschicht, welche aus dem jungen Dermatogen hervorgeht, eine Kappe der Wurzelhaube darstellt (*C h*). Die innere, den Gefässen des Stranges der Mutterwurzel zugekehrte Zellschicht, welche aus der Spaltung des Pericambiums entsteht (*n n* in *A*), spaltet sich ebenfalls zunächst nochmals in zwei Schichten (*B*), es erfolgen weitere Längs- und Quertheilungen, durch welche das Urmeristem der jungen Wurzel angelegt wird. Dieses sondert sich bald in Periblem und in Plerom, wie bereits in Fig. *D* deutlich zu erkennen ist, wo *p p* das Periblem, *m m* den Basaltheil des Pleroms bedeutet, durch welchen Letzteren die Verbindung mit dem Fibrovasalkörper der Mutterwurzel hergestellt wird. Indem die junge Wurzel sich quer zur Axe der Mutterwurzel (etwas schief abwärts) verlängert, drückt sie das Rindengewebe derselben zusammen (*D*); am längsten widersteht der Desorganisation die innerste Rindenschicht (*r* in *A*—*D*), die wenigstens anfangs dem Wachsthum der jungen Wurzel folgt und sie wie mit einer Scheide umgiebt, bis auch sie zerstört wird; endlich streckt sich die junge Wurzel und durchbricht das Rindengewebe der Mutterwurzel, indem sie ihre Spitze nach aussen schiebt.

c) In den Stämmen entstehen die Seitenwurzeln entweder aus dem Interfascicularcambium (z. B. Impatiens parviflora dicht über der Erde am Hauptstamm), oder aus der äussersten Phloëmschicht der Fibrovasalstränge, was der häufigere Fall ist; diese Gewebeschichten verhalten sich alsdann, wie das Pericambium einer Mutterwurzel (z. B. Veronica Beccabunga, Lysimachia nummularia, Hedera Helix nach Reinke).

d) Indem die Wurzelhaube, wie schon § 19 gezeigt wurde, sich vom Wurzelscheitel her nachbildet, gehen ihre weiter nach aussen liegenden Gewebeschichten in Dauergewebe über; die Zellen behalten einfache Formen, verdicken aber ihre Wände und an den äussersten Zellschichten der Haube quellen diese auf, werden gallertartig und lassen so die Wurzelspitze schlüpfrig erscheinen; endlich sterben sie und trennen sich ab. — Bei den in Luft und Erde wachsenden Wurzeln liegt die Wurzelhaube auch mit ihren älteren, am meisten rückwärts greifenden Schichten dem Wurzelkörper dicht an; bei den im Wasser schwimmenden Wurzeln der Lemnaceen, Stratiotes und einigen anderen bildet sie eine lockere, den Wurzelkörper hoch hinauf wie ein Hemd umhüllende Scheide, die nur unten am Wurzelscheitel festsitzt.

e) Die Wurzeln sind durch die oben genannten Merkmale von den blattbildenden Sprossen gewöhnlich scharf geschieden; dennoch kommen einzelne Uebergangsformen vor, welche zeigen, dass Wurzeln sich direct in blattbildende Sprosse umwandeln können, wie bei Neottia nidus avis, wo ältere Seitenwurzeln des Stammes ihre Wurzelhaube abstossen und unter dem Scheitel Blätter bilden (nach Reichenbach, Irmisch, Prillieux, Hofmeister), während andererseits blattbildende Sprosse aufhören Blätter zu erzeugen, wie bei manchen Hymenophyllaceen (nach Mettenius), wo solche blattlos fortwachsende Sprosse Wurzelhaare bilden und den Habitus echter Wurzeln (ob auch eine Wurzelhaube?) annehmen; echte Wurzeln fehlen diesen Arten. Bei Psilotum triquetrum haben Nägeli und Leitgeb nachgewiesen, dass die scheinbaren Wurzeln nur unterirdische Sprosse sind, die noch mehr oder minder deutliche Spuren von Blattbildung erkennen lassen, in der Gewebebildung und Funktion den echten Wurzeln gleichen, einer Wurzelhaube jedoch entbehren und, ans Licht über den Boden hervortretend, in der Weise gewöhnlicher Blattsprosse fortwachsen. Auch bei den Selaginellen haben die genannten Forscher blattlose Sprossen (Wurzelträger)

nachgewiesen, die abwärts wachsend erst dann Wurzelhauben bilden, wenn sie den Boden berühren (vergl. II. Buch, Lycopodiaceen).

So treten also Uebergangsbildungen zwischen Wurzeln und Blattsprossen selbst bei den Pflanzen mit hochdifferenzirter Gliederung auf. Aber auch bei den Algen ist der Thallus oft durch Haftorgane an sein Substrat befestigt, die nach Habitus und manchen functionellen Beziehungen sich mit Wurzeln vergleichen lassen, nicht nur bei den grossen Fucaceen und Laminarien, sondern auch bei den einzelligen Vaucherien und Caulerpen. —

Mit Rücksicht auf die Begründung der am Schluss dieses Lehrbuchs dargestellten Descendenztheorie ist es von grossem Gewicht, zu wissen, dass die morphologisch und physiologisch verschiedensten Glieder durch Uebergangsformen verbunden sind, und dass zumal bei den verzweigten Thallomen der Algen sich die Ausgangspuncte aller Differenzirungen höherer Pflanzen vorfinden. — Unterschiede, welche bei den Auszweigungen des Algenthallus nur schwach, unbestimmt und andeutungsweise auftreten, steigern sich bei den höheren Pflanzen mehr und mehr, was wir hier scharf definiren können, verschwimmt ins Unterschiedlose, wenn wir die einfacheren Thallophyten betrachten. Je mehr man es versucht, scharf definirte Begriffe für die einzelnen Formen aufzustellen, desto mehr überzeugt man sich, dass jede Definition, jede Begrenzung willkürlich ist, dass die Natur vom Unterschiedslosen schrittweise zum Verschiedenen, endlich zu Gegensätzen übergeht.

§ 24. **Verschiedener Ursprung äquivalenter Glieder**[1]. (1) Die verschiedenen Glieder eines Pflanzenkörpers entspringen eines aus dem anderen: das Erzeugte kann dabei dem Erzeugenden gleichartig (homogen) oder ungleichartig (heterogen) sein. Im ersten Fall pflegt man die Entstehung neuer Glieder als Verzweigung, im anderen als Neubildung zu bezeichnen. Die Wurzel verzweigt sich z. B., indem sie neue Wurzeln, ein Spross, indem er neue Sprosse, ein Thallom, indem es neue Thallombildungen erzeugt; in demselben Sinne ist es auch als Verzweigung zu betrachten, wenn ein Blatt seitliche Blattgebilde hervorbringt. Dagegen produzirt der Stamm auch Blätter, Wurzeln, Haare; Blätter erzeugen nicht selten blattbildende Sprosse, zuweilen Wurzeln, meist Haare; blattbildende Knospen können auch aus Wurzeln entstehen. — Da nun die morphologisch ungleichartigen Glieder: Stamm, Blatt, Wurzel, Trichom, keineswegs absolut, sondern nur gradweise verschieden sind, so ist auch der Unterschied von Verzweigung und Neubildung, von homogener und heterogener Gliederung nicht als Gegensatz, sondern nur als graduell gesteigerte Differenzirung der aus einander hervorwachsenden Glieder aufzufassen.

(2) Der Ursprung neuer Glieder kann durch seitliche Sprossung oder durch Dichotomie eingeleitet werden. Seitliche Sprossung findet statt, wenn das erzeugende Glied seinem bisherigen Längenwachsthum am Scheitel folgend unterhalb desselben Auswüchse bildet, die ihrer ersten Anlage nach schwächer sind, als der über ihnen liegende Theil des Axengebildes. Die Dichotomie (selten Polytomie) dagegen wird dadurch eingeleitet, dass das bisherige Längenwachsthum am Scheitel eines Gliedes aufhört, es treten auf der Scheitelfläche dicht neben einander zwei (oder mehr) neue Scheitel auf, die sich wenigstens anfangs gleich stark und in divergirenden Richtungen entwickeln. — Die seitliche Sprossung kann Gebilde erzeugen, welche dem Axengebilde gleichartig oder ungleichartig

1) Vergl. die in den vorigen §§ genannte Literatur und ferner: H. v. Mohl: Linnaea 1837, p. 487. — Trécul in Ann. des sc. nat. 1847. Tome VIII, p. 268. — Peter-Petershausen: Beiträge zur Entwicklungsgesch. der Brutknospen. Hameln 1869. — Braun und Magnus: Verhandl. des botan. Vereins der Provinz Brandenburg 1871 (über Calliopsis).

sind; so entstehen durch seitliche Sprossung aus dem Stamme Blätter, Wurzeln, Haare, Zweige, aus dem Blatt Blättchen, Lacinien, Lappen, Haare, zuweilen blattbildende Sprosse, selbst Wurzeln; die Dichotomie dagegen erzeugt immer nur Gebilde, welche dem Erzeugenden gleichartig sind: die durch Dichotomie entstandenen Glieder oder Gabelzweige einer Wurzel sind beide Wurzeln, die eines blattbildenden Sprosses beide blattbildende Sprosse, die eines Blattes beide Blattgebilde; die Dichotomie fällt also immer unter den Begriff der Verzweigung im oben genannten engeren Sinne.

Die dichotomische Verzweigung ist bei den Thalluspflanzen, zumal den Algen und niederen Lebermoosen sehr verbreitet, bei den Phanerogamen kommt sie nur ausnahmsweise vor, unter den Gefässkryptogamen scheint sie bei den Farnen (z. B. den Blättern von Platycerium alcicorne) vorzukommen, die alleinige Verzweigung ist sie aber an allen Sprossen und Wurzeln der Selaginellen, Lycopodien und den Wurzeln der Isoëten. (Weiteres über seitliche Verzweigung und Dichotomie siehe am Schluss dieses § und in § 25).

3) Der Ursprung seitlicher Glieder, mögen sie dem Erzeugenden gleichartig oder ungleichartig sein, ist entweder e x o g e n oder e n d o g e n; jenes, wenn sie durch seitliches Auswachsen einer oberflächlichen Zelle oder eines auch die äusseren Gewebeschichten umfassenden Zellencomplexes angelegt werden, wie alle Blätter und Haare und die meisten normalen blattbildenden Sprosse: endogen ist die Entstehung eines Gliedes, wenn es schon bei seiner ersten Anlage von einer bei der Neubildung nicht betheiligten Gewebeschicht des erzeugenden Gliedes bedeckt ist; so bei allen Wurzeln, sämmtlichen Seitensprossen der Equiseten und bei den Adventivknospen.

4) Seitliche Glieder irgend einer Art werden an dem sie erzeugenden Axengebilde fast immer in Mehrzahl und zwar nach und nach in Wiederholung gebildet, weil das erzeugende Gebilde einer Längsaxe nachwächst, längs welcher die Bedingungen zu gleichartigen, äquivalenten Auswüchsen sich wiederholen. Dem entsprechend erzeugt der Stamm, so lange er am Scheitel fortwächst, Blätter, Haare, oft auch Wurzeln und meist Seitensprosse in grosser Zahl nach einander; Wurzeln bilden meist nach und nach viele Seitenwurzeln, Blätter, die sich verzweigen, meist mehrere Lacinien. Hört das Scheitelwachsthum frühzeitig auf, so ist auch die Zahl der Seitenglieder beschränkt; so produzirt der kurze Hauptstamm von Welwitschia mirabilis nur zwei Blätter; bei sehr langsamem Längenwachsthum des Stammes unterbleibt zuweilen die Bildung von Seitensprossen aus ihm ganz, wie bei Isoëtes, Botrychium und Ophioglossum.

5) Ein Axengebilde kann die unter sich äquivalenten Seitenglieder so erzeugen, dass jedesmal auf einer Querzone nur eines oder aber mehrere entstehen; im ersten Falle nennt man die wiederholt gebildeten Glieder vereinzelte, im andern bilden alle auf einer Querzone entstehenden gleichartigen Glieder einen Quirl oder Wirtel. Blätter treten sehr häufig, Sprosse seltener, Wurzeln zuweilen (in den Hauptwurzeln der Phanerogamen) in Quirlen auf. — Innerhalb desselben Quirls können die Glieder gleichzeitig (simultan) entstehen, wie die Blumenblätter und Staubfäden vieler Blüthen, die Laubblattquirle vieler Phanerogamen; oder die Glieder eines Quirles sind succedan, wie die der Characeen und Salvinien. — Ein Quirl ist ein echter, wenn die Querzone des Axengebildes ursprünglich eine solche ist, wie bei den beiden letztgenannten Pflanzen und bei vielen

Blüthen; unechte Quirle entstehen dagegen an Querzonen, die selbst erst durch Verschiebung der Axe und ungleichartiges Wachsthum derselben hervorgebracht werden: so bei den Equiseten, wo Blätter, Wurzeln und Sprosse aus Querzonen entstehen, die ihrerseits durch Verschiebung je dreier Stammsegmente sich bilden[1].

6) Unter sich gleichartige, äquivalente Seitenglieder entstehen an dem gemeinschaftlichen Axengebilde gewöhnlich in a c r o p e t a l e r oder basifugaler Ordnung, d. h. jedes jüngere Glied ist dem Scheitel näher, als jedes ältere; von unten nach oben zählend erhält man also die Altersreihe der Glieder. Die hinreichend nahe unter dem fortwachsenden Scheitel aus dem Vegetationspunct eines Axengebildes entstehenden Seitenglieder sind, wie es scheint, immer acropetal, die Anordnung wird aber gestört, wenn die Verlängerung am Scheitel aufhört, während am Urmeristem unter ihm noch Neubildungen stattfinden, wie in manchen Blüthen und in dem abnormen Blüthenstand Fig 126. Weiter hinter dem fortwachsenden Scheitel des Axengebildes entstehende Seitenglieder sind zuweilen, nicht immer acropetal. Da die Verzweigung und Neubildung seitlicher Glieder aus dem Vegetationspunct bei fast allen Pflanzen vorkommt und durch ihre regelmässige Wiederholung in bestimmten Puncten der fortwachsenden Axe für die Architektonik der Pflanze maassgebend ist, so kann sie als die n o r m a l e betrachtet werden, gegenüber der a d v e n t i v e n Erzeugung von Gliedern, die an älteren Theilen des Axengebildes entfernt vom Scheitel und ohne bestimmte Ordnung erfolgt: solche Neubildungen sind für die Architektonik der Pflanze gleichgiltig, überzählig (adventiv), wenn sie auch physiologisch oft sehr wichtig sind. — Adventive Sprosse entstehen meist im Innern neben den Fibrovasalsträngen des Sprosses, Blattes oder der Wurzel, sind also endogen; daraus folgt aber nicht, dass alle endogenen Sprosse adventiv sind; die sämmtlichen Sprosse der Equiseten entstehen endogen, sind aber nicht adventiv, da sie im Urmeristem unter dem Scheitel der Muttersprosse und in ganz bestimmter Ordnung erzeugt werden; ebenso wenig sind alle Wurzeln adventiv, obgleich sie im Innern des Stammes, der Blätter oder Wurzeln entstehen; nur wo sie an älteren Theilen auftreten, sind

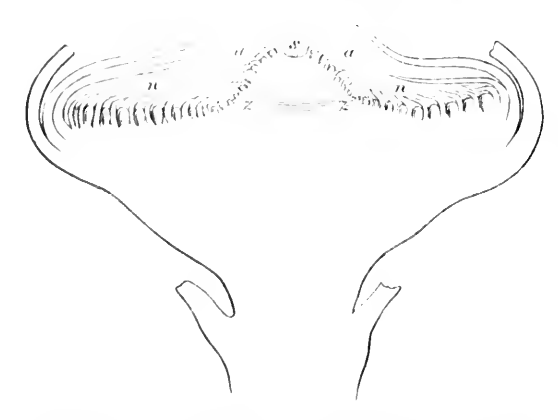



Fig. 126. Medianer Längsschnitt durch einen jungen Blüthenstand von Helianthus annuus, dessen breite Axe am Scheitel *s* beschädigt war und in Folge dessen aufgehort hatte zu wachsen: dafür war aber die Zone *z z* in intercalarem Wachsthum begriffen, sie stellt gewissermassen die Scheitelregion für den Gipfel *a s a* vor und dem entsprechend sind die Deckblätter und Blüthen dieses Gipfeltheils von oben nach unten (in centrifugaler Richtung) entstanden, während vor der Verletzung des Scheitels die Deckblätter und Bluthen bei *n n* in normaler Weise acropetal gebildet sind. Man bemerkt, dass auch die gegenseitige Stellung von Deckblatt und Blüthe im abnormen Theil der Inflorescenz die entgegengesetzte von der der normalen ist.

1) Die drei Segmente eines Umlaufs stehen anfangs verschieden hoch, ordnen sich aber, wie Rees zeigte, sofort in eine Querzone, die nach aussen einen Ringwulst, die Blattanlage, bildet (vergl. II. Buch, Equiseten).

sie oft adventiv; wenn sie dicht hinter der fortwachsenden Spitze einer Mutterwurzel oder eines Stammes entstehen, sind sie streng acropetal geordnet und eben darum nicht adventiv. — Wächst ein Glied an einer basalen Zone und erzeugt es aus dieser Seitenglieder, so können sie basipetal geordnet sein, d. h. jedes jüngere Seitenglied ist der Basis näher als jedes ältere; so die Sporangien an der Columella der Hymenophyllaceen (nach Mettenius) und die Lacinien der Blätter von Myriophyllum.

7) Wenn sich bei höheren Pflanzen ein neues Individuum bildet, welches zu dauernder und selbständiger Vegetation bestimmt ist, so constituirt sich zunächst eine blätterbildende Axe, ein Spross, an welchem dann Wurzeln, Haare, Seitensprosse auftreten. Bei allen Gefässpflanzen entsteht dieser erste Spross (der Hauptstamm) unmittelbar aus dem geschlechtlich erzeugten Embryo, es scheint sogar, dass der äusserlich ungegliederte Embryo selbst schon als primäre Sprossaxe zu betrachten ist [1]; bei den Moosen dagegen verwandelt sich der geschlechtlich erzeugte Embryo in die sogen. Moosfrucht, ein Gebilde ohne Blätter, ohne Wurzeln und Zweige, das nur die Sporenbildung besorgt; dagegen constituirt sich eine neue Moospflanze dadurch, dass aus einem Zweige des algenähnlichen Protonemas ein blättertragender Spross sich bildet, der sich verzweigt und bewurzelt (mit Wurzelhaaren) und selbständig ernährt. — Der zuerst entstandene (primäre) Spross, der dann alle andern Sprosse und Wurzeln bildet, wird als Hauptspross, sein Stammtheil als Hauptstamm bezeichnet, wenn er sich stärker entwickelt als alle seine Seitensprosse, wie bei den meisten Farnen, Cycadeen, Coniferen, Palmen und Amentaceen. Der Hauptspross erzeugt Seitensprosse erster Ordnung, diese solche von zweiter Ordnung u. s. w. — Indessen geschieht es häufig, dass Seitensprosse irgend einer Abtheilung selbständig werden, sich bewurzeln und vom Hauptspross ablösen; sie nehmen dann die Eigenthümlichkeiten des Hauptsprosses an und können ebenso wie dieser als Hauptsprosse betrachtet werden; es kommt aber sogar vor, dass der primäre Spross selbst frühzeitig verkümmert, dass aber aus ihm neue Sprossegenerationen hervorgehen, die nach und nach immer stärker werden, wie bei vielen Zwiebelpflanzen, Knollengewächsen. — Sprosse, welche sich in wenig entwickeltem Zustand von der Mutterpflanze ablösen und dann sich selbständig ernährend weiter wachsen, indem sie die Eigenthümlichkeiten des Hauptsprosses wiederholen, werden B r u t k n o s p e n genannt; nicht selten sind es Adventivsprosse, aber auch solche von normaler Entstehung können Brutknospen werden, wie die Brutzwiebeln mancher Alliumarten.

Da über den Ursprung der Blätter, Haare und Wurzeln das Wichtigste bereits gesagt und im Einzelnen erläutert ist (§ 20, 21, 22), so erübrigt hier nur noch, etwas näher auf den verschiedenen Ursprung der blattbildenden Sprosse einzugehen.

a) A u s B l ä t t e r n entstehen Laubsprosse bei vielen Farnen, zumal dann, wenn die Verzweigung des Stammes selten oder gar nicht stattfindet, wie bei Aspidium filix mas, Asplenium filix femina, Pteris aquilina u. a. Bei diesen Arten entspringen die Knospen einzeln aus den unteren Theilen der Blattstiele, mehr oder minder hoch über der Insertion. Bei anderen Formen ist es die Blattspreite (Lamina), welche meist zahlreiche Knospen erzeugt, gewöhnlich in den Axeln der Lacinien wie bei Asplenium decussatum (Fig. 127), Aspl. Bellangeri, Aspl. caudatum, Ceratopteris thalictroides, oder auf den Blattflächen selbst wie bei Asplenium furcatum u. a. — In allen diesen Fällen sind die blattbürtigen Knospen

1) Man vergl. darüber das bei den Rhizocarpeen und Angiospermen Gesagte im II. Buch.

exogenen Ursprungs und die an den Blattstielen der zuerst genannten Arten entstehen schon frühzeitig, wenn die Blätter noch sehr jung sind, aus einzelnen Oberflächenzellen derselben[1]. — Diese Sprosse bewurzeln sich schon, wenn sie noch mit dem Mutterblatt im Zusammenhange sind, lösen sich eher oder später ab (bei Aspidium filix mas und Pteris aquilina oft erst nach Jahren, wenn sie schon bedeutend erstarkt sind und die Basis des Mutterblattes endlich abstirbt und verwest).

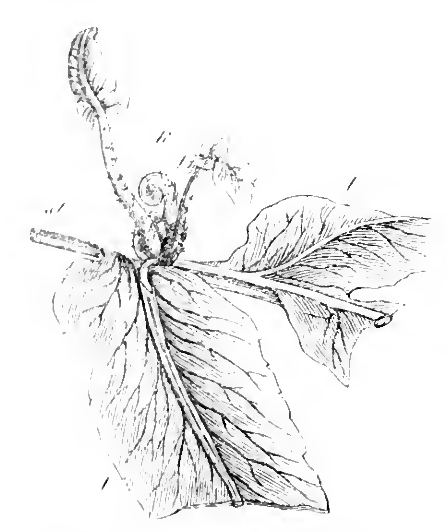


Fig. 127. Asplenium decussatum; mittlerer Theil eines erwachsenen Blattes, dessen Mittelrippen *st* die Lacinien *ll* trägt; an der Basis der einen ist die Knospe *k* entstanden, die auch bereits eine Wurzel getrieben hat (nat. Gr.).

Auch bei Phanerogamen kommen blattbürtige Knospen, wenn auch viel seltener, vor; am bekanntesten sind die in den Blattrandkerben von Bryophyllum calycinum häufig auftretenden; sie entstehen hier nach Hofmeister[2] schon vor völliger Entfaltung des Blattes als kleine Massen von Urparenchym in den tiefsten Stellen der Blatteinschnitte; bei der im Wasser lebenden Utricularia vulgaris entstehen nach Pringsheim[3] kümmerliche Sprosse meist in der Nähe des Winkels der Blattverzweigungen; in beiden Fällen sind diese Sprosse exogenen Ursprungs. In dieser Beziehung ist Nichts bekannt über die blattbürtigen Knospen bei Atherurus ternatus, Hyacinthus Pouzolsii (Döll, Flora von Baden, 348).

b) Die aus Wurzeln entspringenden Adventivsprosse sind immer endogen, sie entstehen in der Nähe der Fibrovasalstränge oder im Cambium; so bei Ophioglossum, Epipactis microphylla, Linaria vulgaris, Cirsium arvense, Populus tremula, Pyrus Malus (nach Hofmeister).

c) Adventivknospen entstehen ferner endogen unter besonderen Umständen aus älteren abgetrennten Blättern, Stamm- und Wurzelstücken, zumal wenn diese feucht und dunkel gehalten werden, worauf die Vermehrung vieler Pflanzen in den Gärten beruht, wie die der Begonien aus Blättern, der Marattien aus ihren dicken Nebenblättern u. s. w. Auch aus alten Stämmen von Holzpflanzen kommen zuweilen Adventivknospen in Menge zum Vorschein, besonders wenn sie über der Wurzel quer abgeschnitten sind, aus dem zwischen Rinde und Holz hervortretenden Wulst; die aus alten Stämmen von Dicotylen und Monocotylen hervorbrechenden Zweige sind aber oft nicht echte Adventivsprosse, sondern alte zurückgebliebene schlafende »Augen«, die früher als normale, exogene Axelknospen angelegt wurden, als der Stamm selbst noch im Knospenzustand sich befand; sie werden bei dem Dickenwachsthum des Stammes von der Rinde eingehüllt und führen eine kümmerliche Existenz, bis sie durch einen günstigen Zufall, z. B. die Wegnahme des Stammes über ihnen, zu kräftigem Wachsthum veranlasst werden (Hartig).

d) Ausschliesslich aus der befruchteten Eizelle, dem Embryo, entsteht der blattbildende Spross bei der Gattung Isoëtes, der weder normale Seitenknospen aus dem Stamm, noch blattbürtige oder wurzelbürtige, noch irgend welche Adventivknospen bildet.

1) Hofmeister: Beiträge zur Kenntniss der gef. Kryptog. II. Leipzig 1857.

2) Hofmeister: Handbuch (allgem. Morphol.) p. 423.

3) Pringsheim: zur Morphologie der Utricularien in Monatsber. d. k. Acad. d. Wiss. Berlin 1869.

e) Die normale Bildung von Seitensprossen aus dem Urmeristem des Vegetationspunctes der Muttersprosse ist bei den Equiseten endogen: mit Ausnahme des primären Sprosses, der sich aus dem Embryo entwickelt, sind alle ihre Seitensprosse endogenen Ursprungs (Fig. 128 *KK'*); sie entwickeln sich aus je einer Zelle im Inneren des Stammgewebes nahe am Vegetationspunct, und durchbrechen später die Basis der älteren Blattscheiden. Auch bei manchen Jungermannien wird die normale Endverzweigung der Stämmchen ganz oder theilweise durch endogene Sprossbildung bewirkt.

Mit diesen Ausnahmen sind alle normalen, am Vegetationskegel oder in seiner Nähe (in der Knospe des Muttersprosses) erzeugten Seitensprosse exogen, gleich den Blättern.

f) Die normal unter dem fortwachsenden Scheitel eines Muttersprosses entstehenden Seitensprosse sind immer acropetal angeordnet, gleich den Blättern, und zeigen dabei verschiedene räumliche, zeitliche und Zahlen-Beziehungen zu diesen.

α) Die Zahlen-Beziehung der Seitensprosse zu den mit ihnen an derselben Axe entstehenden Blättern ist insofern verschieden, als die Zahl der ersteren der der letzteren entweder gleich oder ungleich sein kann; ist die Zahl ungleich, so pflegen an derselben Axe mehr Blätter als Zweige zu entstehen; viel mehr z. B. bei den Moosen, Farnen, Rhizocarpeen, Cycadeen und Coniferen; dabei kann ein Zweig jedesmal dann entstehen, wenn eine ganz bestimmte Zahl von Blättern sich gebildet hat, wie bei vielen Moosen und manchen Farnen, oder die Zweigbildung erfolgt, wenn das Längenwachsthum des Hauptsprosses und seine Blattbildung zeitweilig aufhört, wie bei der Gattung Abies, um später wieder anzuheben. — Wenn die Blätter in Quirlen stehen, kann die Zahl der Seitensprosse der Zahl der Quirlglieder gleich sein, wie bei den Equiseten, oder sie ist geringer, wie bei den Characeen. — Nur selten ist die Zahl der Zweige grösser als die der Blätter, wie bei manchen Mono- und Dicotylen, wo oft 2 oder viele Seitenknospen neben einander (Fig. 130) oder über einander oberhalb eines Blattes (Aristolochia sipho, Gleditschia u. a.) entspringen. — Bei den meisten Mono- und Dicotylen ist (abgesehen von den Blüthensprossen) die Zahl der Seitenzweige der der Blätter der Anlage nach gleich; gewöhnlich kommt aber nur eine viel geringere Zahl zur weiteren Entwickelung.

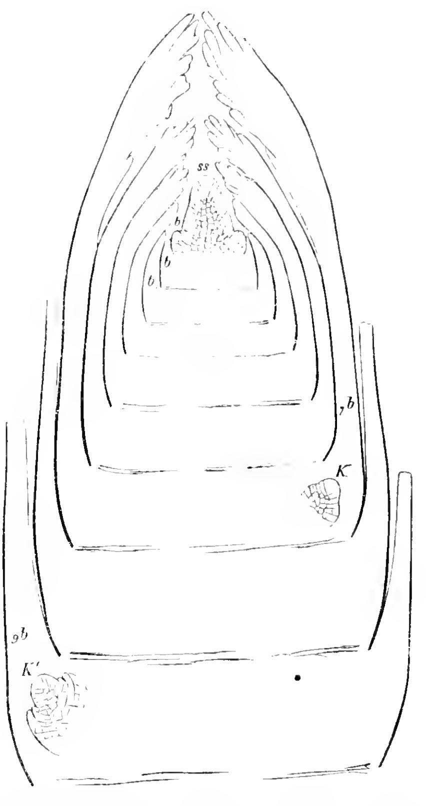


Fig. 128. Equisetum arvense; Längsschnitt einer unterirdischen Knospe im März; *ss* die Scheitelzelle des Stammes, *b* bis ₉*b* dessen Blätter; *KK'* zwei durch den Schnitt getroffene endogene Seitenknospen. Die jüngsten Knospenanlagen aber finden sich schon bei *b'*, und wahrscheinlich werden sie noch höher oben angelegt (50).

β) Die räumliche Beziehung zwischen dem Ursprung der Blätter und normalen Seitensprosse eines gemeinsamen Muttersprosses macht sich darin geltend, dass bei jeder Pflanze, oft bei ganzen Pflanzenklassen eine constante Anordnung zwischen Blättern und Sprossen derart stattfindet, dass die Sprosse entweder unter, oder neben, oder über den Blättern entstehen. Unter den Blättern entstehen [nach den scharfsinnigen Untersuchungen Leitgeb's[1])

1) Leitgeb: Beitr. zur Entwickelungsgesch. d. Pflanzenorgane in Sitzungsber. der kais.

die Seitensprosse wahrscheinlich bei allen Laubmoosen, so wie bei den Lebermoosen Radula und Lejeunia; der Spross entspringt nämlich (wie Fig. 116 z zeigt) aus dem unteren Theil eines Stammsegments, dessen oberer Theil zu einem Blatt ausgewachsen ist; bei Fon-

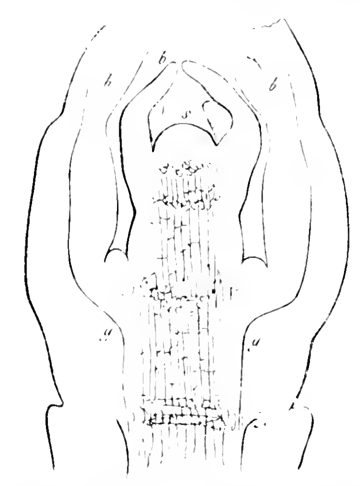



Fig. 129. Längsschnitt der Scheitelregion eines Sprosses von Clematis apiifolia: s Stammscheitel; *b b* Blätter; *g g* die jüngsten Züge von Spiralgefässen, aus dem Stamm ununterbrochen in die Blätter ausbiegend.

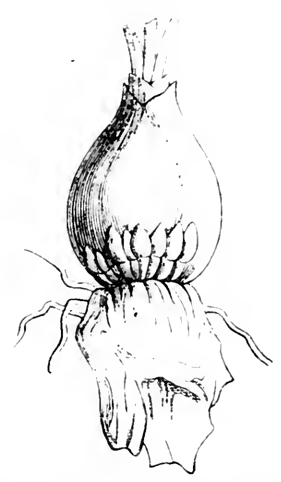


Fig. 130. Zwiebel von Muscari botrioides; eine untere Zwiebelschuppe (Blatt) ist zurückgeschlagen, um die zahlreichen in ihrer Axel neben einander stehenden Knospen zu zeigen.

tinalis unter der Mediane (symmetrisch theilenden Ebene) des Blattes, bei Sphagnum seitwärts unter der einen Blatthälfte. — An Stelle eines halben Blattes, neben der übrig bleibenden Blatthälfte entstehen die Seitensprosse nach demselben Beobachter bei vielen Lebermoosen aus der Abtheilung der Jungermannieen (Frullania, Madotheca, Mastigobryum, Jungermannia trichophylla. Leitgeb, botan. Zeitg. 1871, p. 563, vergl. II. Buch, Lebermoose). Hält man bei den Blattscheiden der Equiseten jeden Zahn für ein Blatt, so stehen die Knospen zwischen und neben den Blättern; sie durchbrechen die Blattscheiden zwischen den Medianen der Zähne. — Bei den Charen und Mono- und Dicotylen entspringen die normalen Seitenzweige aus den Blattaxeln, d. h. oberhalb der Blätter, in dem spitzen Winkel, den das Blatt mit dem Stamm bildet (Fig. 129 und 131); gewöhnlich nur einer über der Mitte der Insertion, oder 2—3 über einander; zuweilen mehrere neben einander über der Mitte und rechts und links davon, wie in den Zwiebeln von Muscari (Fig. 130) und die Blüthen in den Deckblattaxeln der Musa-Arten. Solche Zweige werden Axelsprosse genannt; bei den Mono- und Dicotylen ist also die Verzweigung mit wenigen (und meist zweifelhaften) Ausnahmen axillär.




Fig. 131. Scheitelregion eines Hauptsprosses von Dictamnus Fraxinella, von oben gesehen. s Scheitel des Hauptsprosses; *b, b, b* die jungen Blätter, *k, k* deren Axelknospen; die beiden jüngsten Blätter haben noch keine Axelknospen.

Gewöhnlich ist der Axillarspross so situirt, dass er sowohl dem Blatt (Stützblatt) als auch dem Hauptspross aufsitzt, also mit beiden gleichzeitig und gemeinsam verbunden ist;

Akad. d. Wiss. Wien 1868, Bd. 57 und 1869, Bd. 59, und bot. Zeitg. 1871, Nr. 34. Genaueres darüber im II. Buch (Klasse der Moose).

nicht selten geschieht es jedoch, dass der Seitenspross ganz auf den Hauptspross hinüberrückt, seine Verbindung mit dem Stützblatt aufgiebt, oder aber umgekehrt von der Axe weg ganz auf die Basis des Blattes gestellt erscheint: für Beides liefern die Sporangien verschiedener Arten von Lycopodium und Selaginella Beispiele. Das Hinüberrücken des Sprosses auf die Basis des Stützblattes findet sich nicht selten in der Inflorescenz der Phanerogamen, wo die Blüthenknospe aus der Basis des Deckblattes entsteht, wie bei Hippuris (Fig. 119), Amorpha, Salix nigricans, Sedum Fabaria u. a. — Aber umgekehrt kann auch das Stützblatt auf seinen Axelspross hinaufrücken, wenn es nämlich später als dieser angelegt wird; so entsteht das Deckblatt auf der Blüthenknospe bei Anthemis, Sisymbrium, Umbelliferen. Kommt in solchen Fällen noch dazu, dass nach der Anlage des Stützblattes die gemeinsame Basalportion von Stützblatt und Knospe sich verlängert, so wird das Stützblatt an der Axe seines Axillarsprosses emporgehoben, dieser letztere scheint dann gar kein Stützblatt zu haben, weil es auf ihm selber sitzt und sein erstes Blatt darstellt; so z. B. bei Thesium ebracteatum, Samolus Valerandi, Borragineen, Solaneen, Crussulaceen, Spiraea, Ruta, Tilia (die Bractee mit ihrer ganzen Inflorescenz) u. v. a.[1]).

γ) In Bezug auf das Zeitverhältniss in der Entstehung der Blätter und der Seitensprosse eines Muttersprosses gilt die allgemeine Regel, dass die normalen Seitensprosse später auftreten, als die jüngsten Blätter; so ist es bei den Characeen, Laubmoosen, Equiseten, und mit Ausnahme mancher Inflorescenzen bei den Phanerogamen. In der vegetativen Region erreicht auch bei den Letzteren das Stützblatt eine beträchtliche Grösse, bevor sein Axelspross entsteht und unterdessen bilden sich über der jüngsten Knospe neue, jüngere Blätter. In den Inflorescenzen dagegen, wo die Blattbildung mehr oder weniger unterdrückt ist, entsteht die Knospe oft sogleich nach dem Deckblatt, oder gleichzeitig oder sogar früher als dieses und in den beiden letzten Fällen erscheint das Deckblatt nicht selten als Erzeugniss der Knospe (vergl. β Schluss); ja es kann geschehen, dass bei rapider Bildung von Blüthenknospen die Erzeugung von Stützblättern ganz unterbleibt, wie bei den Cruciferen Fig. 132.

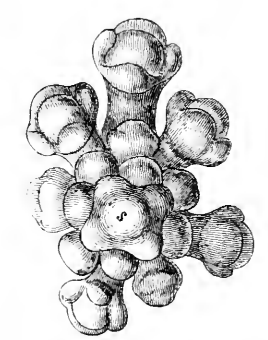


Fig. 132. Junge Inflorescenz von Isatis taurica, von oben gesehen; s Scheitel der Inflorescenzaxe; unterhalb desselben sprossen (in viergliedrigen Quirlen) die Blüthenknospen hervor, deren jüngste noch einfache blattlose Protuberanzen sind.

δ) Schon die Thatsache, dass Seitensprosse ganz gewöhnlich entfernter von dem Stammscheitel als die jüngsten Blätter entstehen, unterscheidet sie hinlänglich von den dichotomischen Verzweigungen, die immer nothwendig über dem jüngsten Blatte auftreten müssen; aber selbst wenn die Blattbildung später bemerklich wird als die Auszweigung, wie in den Inflorescenzen der Gramineen, oder ganz unterbleibt, wie bei den Cruciferen, ist eine Verwechselung der seitlichen und dichotomischen Verzweigung nicht möglich, wenn, wie in diesen Fällen, der Vegetationskegel die jüngsten Seitenaxen hoch überragt und gradlinig fortwächst (Fig. 117, 119); noch entschiedener tritt aber der Unterschied der seitlichen Entstehung der Zweige von der Dichotomie hervor, wenn die erzeugende Stammaxe mit einer breiten flachen Scheitelfläche endigt, wie bei den jungen Blüthenköpfen der Compositen; hier sind die Seitensprosse (die Blüthen) im Verhältniss zum Mutterspross so klein, anfangs auch so weit von seinem Scheitel (dem Centrum der Scheitelzelle) entfernt, und so gleichmässig allseitig um diesen gestellt, dass gerade hier der Mutterspross sich als das selbständige Centrum aller Neubildungen zu erkennen giebt, während es im Begriff der Dichotomie liegt, dass der Mutterspross als solcher aufhört und zwei wenigstens anfangs gleich starke Sprosse an seiner Statt das Längenwachsthum in divergirenden Richtungen fortsetzen.

1) Vergl. Warming: récherches sur la ramification des Phanérogames p. XX (in vidensk. Selsk. Skr. 5 Raekke. 10 B. 1. Kjöbenhavn 1872).

Will man die seitliche Verzweigung aus dem Vegetationspunct und die Dichotomie des Scheitels unter einem gemeinsamen Namen zusammenfassen, um sie so von den adventiven Zweigbildungen aus älteren Stammtheilen, Blättern, Wurzeln zu unterscheiden, so empfiehlt sich der Ausdruck: Endverzweigung oder normale Verzweigung.

§ 25. **Verschiedene Entwickelungsfähigkeit der Glieder eines Verzweigungssystems**[1]. Durch die Verzweigung entstehen Systeme gleichnamiger Glieder; aus einer Wurzel wird ein Wurzelsystem, aus einem Spross ein Sprosssystem; wenn ein Blatt sich verzweigt, so giebt es ein gefiedertes, gefingertes, zertheiltes, gelapptes oder ausgeschnittenes u. s. w. Blatt. — Es kommt nun darauf an, uns über die wichtigeren Formverhältnisse eines solchen Systems zu orientiren, wenn wir einstweilen nur auf die relative Grösse und Entwickelungsfähigkeit der Zweige verschiedener Ordnung Rücksicht nehmen. Wir können hierbei die adventiven Verzweigungen ganz ausser Acht lassen, denn gerade bei diesen Betrachtungen zeigt es sich deutlich, dass sie für die Architektonik des Ganzen überzählig sind; wir haben es also nur mit den am Ende eines fortwachsenden Sprosses, Blattes oder einer Wurzel auftretenden Auszweigungen, den Endverzweigungen, zu thun.

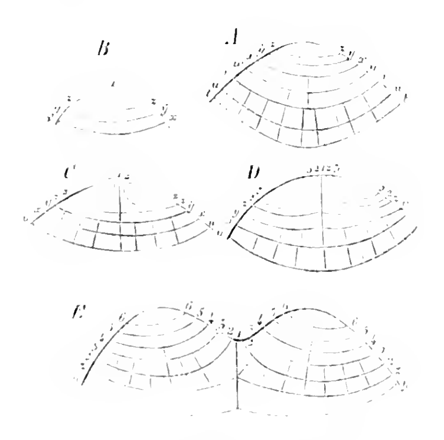



Fig. 133. Dichotomie des Thallus von Dictyota dichotoma nach Nägeli: Entwickelungsfolge nach der Reihe der Buchstaben *A*—*E*; die Buchstaben *t*—*z* bedeuten die Segmentirungen der Scheitelzelle vor ihrer Dichotomie; 1 ist die Theilungswand, durch welche die Dichotomie eingeleitet wird; 2, 3, 4, 5, 6 die Segmente der neuen Scheitelzellen.

Die Endverzweigungen lassen sich nun, wie schon § 24 sub 2) gezeigt wurde, auf zwei Grundformen zurückführen, insofern das Verzweigungssystem entweder durch Dichotomie oder durch seitliche Sprossung zu Stande kommt; wir wollen Verzweigungssysteme der ersten Art selbst als **Dichotomien**, die der andern Art als **Monopodien** bezeichnen.

**Ein dichotomisches Verzweigungssystem** wird nach der in § 24 gegebenen Definition dadurch hervorgebracht, dass das Wachsthum am Scheitel in der bisherigen Richtung aufhört und sich in zwei divergirenden Richtungen an zwei neu constituirten Scheitelpuncten, welche dicht neben dem vorigen entstehen, fortsetzt, wie z. B. Fig. 133 sehr deutlich zeigt[2]. Wir wollen die beiden neu auftretenden Zweige als Gabelzweige, das sie erzeugende Glied als Fussstück (Podium) der Bifurcation bezeichnen. Es liegt in der Natur der Sache, dass jedes Fussstück nur eine Gabelung bildet; jeder Gabelzweig aber kann wieder zum Fussstück einer neuen Bifurcation werden[3].

1) Nägeli u. Schwendener: das Mikroskop. Leipzig 1867, p. 599. — Hofmeister: allgemeine Morphologie der Gew. Leipzig 1868, § 7. — Kaufmann: bot. Zeitg. 1869, p. 886. — Kraus (medic.-phys. Societät in Erlangen. 5. Dec. 1870. — Warming l. c.

2) Da es sich hier um strengere Anwendung des Begriffes »Wachsthumsrichtung« handelt, so vergl. man den § 27.

3) Bei den Kryptogamen mit Scheitelzelle könnte man verlangen, dass die Dichotomie nothwendig durch Längstheilung der Scheitelzelle eingeleitet werde. Wo die Segmente durch Quertheilung entstehen, ist dies auch, wie Fig. 133 zeigt, wirklich der Fall; bei zweireihiger

Ein **Monopodium** entsteht, wenn das erzeugende Gebilde, seiner bisherigen Wachsthumsaxe folgend, an seinem Scheitel fortwächst, während unterhalb desselben seitliche gleichnamige Gebilde in acropetaler Reihenfolge hervorwachsen, deren Längsaxen zu der des erzeugenden Gliedes schief oder quer gestellt sind. Das erzeugende Glied kann, da es während der Verzweigung fortwächst, zahlreiche Seitenglieder bilden; für diese alle ist es das gemeinsame Fussstück; daher der Name Monopodium (Fig. 119, 123, 132). Jeder Seitenzweig kann sich abermals nach demselben Modus verzweigen und somit zu einem Monopodium zweiter Ordnung werden. Sowie also die Dichotomie aus zahlreichen Gabelungen, so kann ein Monopodium aus mehreren Ordnungen monopodialer Verzweigungen bestehen.

Die Begriffsbestimmungen beziehen sich nur auf die erste Anlage der Verzweigungen, auf die Knospenzustände der Verzweigungssysteme. Nicht selten wird sowohl bei den dichotomischen wie den monopodialen Systemen auch bei dem ferneren Wachsthum der ursprüngliche Charakter beibehalten, indem sich bei den Dichotomien die beiden Gabelzweige gleich stark entwickeln und gleichmässig verzweigen, bei den Monopodien die Hauptaxe immerfort stärker fortwächst, als ihre sämmtlichen Nebenaxen, sich auch reichlicher verzweigt als diese. Sehr häufig kommt es aber auch vor, dass bei einem dichotomischen Systeme einzelne Gabelzweige schwächer wachsen, oder dass bei einem monopodial angelegten System gewisse Seitenaxen bald nach ihrer Entstehung viel kräftiger fortwachsen und sich reichlicher verzweigen, als die Hauptaxe. In solchen Fällen wird der ursprüngliche Charakter des Verzweigungssystems im entwickelten Zustand mehr oder minder undeutlich, es kommt vor, dass dichotomisch angelegte Systeme später aussehen wie Monopodien und umgekehrt. Man darf also aus dem fertigen Verzweigungssystem nicht ohne Weiteres auf seine Entstehung schliessen, man kann es einem fertig entwickelten System nicht ansehen, ob es durch Dichotomie oder seitliche Auszweigung entstanden ist. Es mögen daher die wichtigsten Veränderungen, welche ein Verzweigungssystem während der Ausbildung seiner Glieder erfahren kann, hier vorläufig schematisch vereinfacht vorgeführt werden.

1) Die **Ausbildung dichotomischer Systeme** kann gabelig oder sympodial stattfinden; gabelig ausgebildet nenne ich das System, wenn bei jeder Bifurcation die beiden Gabelzweige sich gleich stark ausbilden, wie in Fig. 134 *A*. — Sympodial ausgebildet ist das dichotomische System dann, wenn bei jeder

oder dreireihiger Segmentirung aber würde jene Forderung verlangen, dass die dichotomirende Wand von der Scheitelfläche der Scheitelzelle ausgehend den hinteren Winkel derselben halbire, also eine Lage habe, die, wie es scheint, bei der Zelltheilung überhaupt vermieden wird. Es ist jedoch denkbar, dass eine echte Dichotomie auch ohne das zu Stande kommt, wenn nämlich die alte Scheitelzelle sofort nach Entstehung einer neuen neben ihr die Richtung ihres Längenwachsthums ändert, so dass also beide Scheitel von der bisherigen Wachsthumsrichtung divergiren; die alte Scheitelzelle repräsentirt dann den Scheitel einer neuen Wachsthumsrichtung, und darauf scheint es mir bei der Unterscheidung von Dichotomie und Monopodium vorwiegend anzukommen; mutatis mutandis würde dies auch für die Phanerogamen ohne Scheitelzelle gelten. Auch hier ist, neueren Auslassungen gegenüber, wieder hervorzuheben, dass das Vorkommen von Uebergängen (hier zwischen Dichotomie und Monopodium) uns nicht hindern darf, die Begriffe selbst scharf zu definiren; gerade erst dadurch werden die Uebergangsformen als solche erkannt und gewürdigt.

Bifurcation ein Ast sich stärker als der andere entwickelt; in diesem Falle bilden die Fussstücke der consecutiven Bifurcationen scheinbar einen Hauptspross, an welchem die schwächeren Gabeläste wie seitliche Sprosse erscheinen (Fig. 134 *B*, *C*); der scheinbare Hauptspross, der factisch aus den Fussstücken consecutiver Gabelungen besteht, mag deshalb als Scheinaxe oder Sympodium bezeichnet werden; so ist bei *B* das Sympodium aus den linken Gabelästen *l*, *l*, *l*, bei *C* aus abwechselnd linken und rechten Gabelästen *l*, *r*, *l*, *r* zusammengesetzt. Ob der in *B* repräsentirte Fall, den man wegen seiner Aehnlichkeit mit gewissen monopodialen Systemen als schraubelähnliche (bostrychoide) Dichotomie bezeichnen könnte, wirklich vorkommt, ist fraglich (wahrscheinlich jedoch am Blatt von Adiantum pedatum); dagegen ist die Ausbildung wie in Fig. 134 *C* bei den Selaginellensprossen allgemein, und sie kann wegen ihrer Aehnlichkeit mit manchen monopodialen Systemen als wickelähnliche (cicinnale) Dichotomie bezeichnet werden [1].

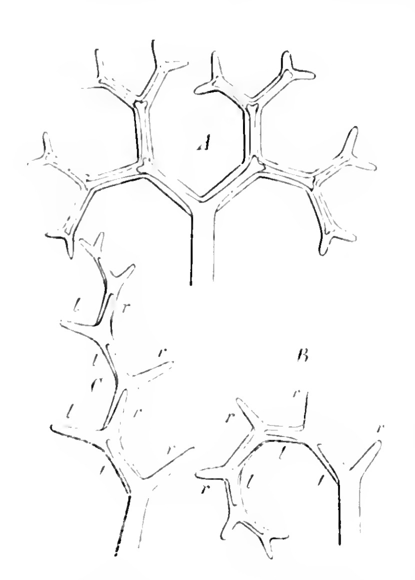



Fig. 134. Schema für die verschiedene Ausbildung einer Dichotomie; *A* eine gabelig ausgebildete, *B* eine schraubelähnliche (bostrychoide), *C* eine wickelähnliche (cicinnale) Dichotomie.

2) Ein monopodial angelegtes Verzweigungssystem kann sich racemös oder cymös ausbilden; die cymöse Ausbildung kann ihrerseits scheinbar dichotomisch (auch scheinbar polytomisch) oder sympodial sein.

a) Ein racemöses System kommt zu Stande, wenn bei monopodialer Anlage der schon ursprünglich stärkere Mutterspross sich auch fertan stärker entwickelt als alle Seitensprosse, und wenn jeder Seitenspross erster Ordnung sich wieder ebenso verhält bezüglich seiner Seitensprosse zweiter Ordnung u. s. w., wie es sehr deutlich z. B. bei den Stämmen der meisten Coniferen (zumal Pinus, Araucaria u. a.) und den zertheilten Blättern der Umbelliferen hervortritt.

b) Die cymöse Ausbildung eines monopodialen Systems oder eine Cyma besteht darin, dass jeder anfangs schwächere Seitenspross frühzeitig anfängt stärker zu wachsen, als der Mutterspross oberhalb seiner Ursprungsstelle, und in Folge dessen auch sich stärker verzweigt als dieser, der dann gewöhnlich bald aufhört sich zu verlängern. Man unterscheidet zwei Hauptformen der Cyma, je nachdem eine Scheinaxe (Sympodium) zu Stande kommt oder nicht.

*α*) Wenn unterhalb des fortwachsenden Endes jedes Sprosses zwei oder drei oder mehr Seitensprosse entstehen, die sich nach verschiedenen Richtungen hin stärker entwickeln als ihr Mutterspross, der bald zu wachsen aufhört, so entsteht eine falsche Dichotomie oder Polytomie; Fig. 135 versinnlicht z. B. die Bildung einer falschen Dichotomie; der Spross I erzeugt die anfangs schwächeren, bald aber stärker wachsenden Sprosse II′ und II″, während I zu wachsen aufhört;

1) Ueber dichotomische Inflorescenzen vergl. im II. Buch unter Phanerogamen.

ebenso verhält es sich mit III′ und III″. — Derartige falsche Dichotomien, die in Blüthenständen der Phanerogamen häufig vorkommen, werden nach Schimper als Dichasien bezeichnet. — Statt zwei nach entgegengesetzten Richtungen hinauswachsender Seitenzweige können aber auch drei oder mehr in einem echten oder unechten Quirl stehende Sprosse sich stärker entwickeln als ihr Muttersspross; es entsteht dann ein schirm- oder doldenartiges System, wie es zumal in den Inflorescenzen unserer einheimischen Euphorbien typisch ausgebildet ist; ein solches System kann cymöse Dolde genannt werden.

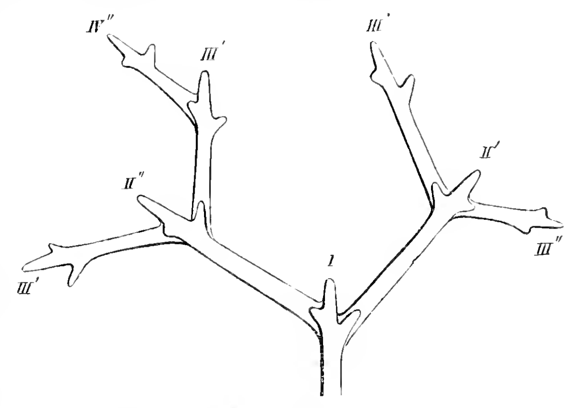



Fig. 135. Schema einer falschen Dichotomie; die römischen Zahlen bezeichnen die Ordnungen der Sprosse des Systems.

β) Die sympodiale Ausbildung monopodial angelegter Systeme kommt dann zu Stande, wenn jedesmal nur ein Seitenspross sich kräftiger entwickelt, als der über seinem Ursprung liegende Theil seines Muttersprosses; wie z. B. Fig. 136 *A* zeigt, wo der Seitenspross 2, 2 kräftiger fortwächst als der Theil 2, 1 seines

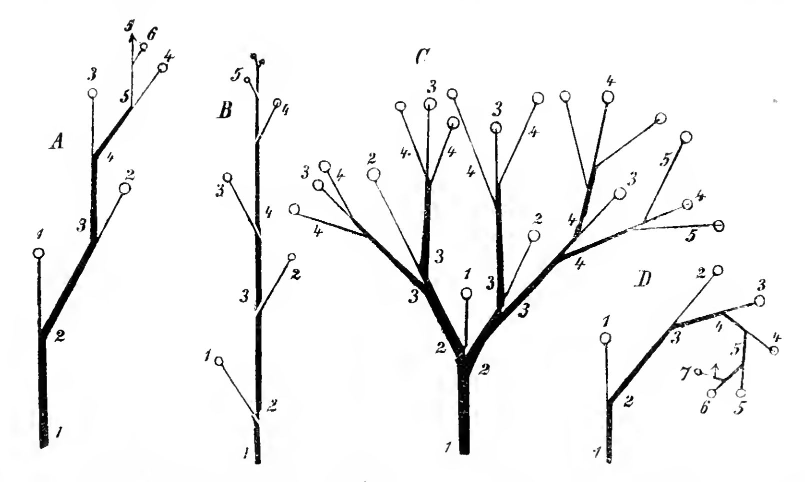



Fig. 136. Cymose Verzweigungen schematisch dargestellt; *A*, *B* Wickel (Cicinnus), *C* Dichasium, *D* Schraubel (Bostryx). Die Ziffern bedeuten die Ordnungszahlen der aus einander hervorgehenden Seitensprosse.

Muttersprosses u. s. f. Gewöhnlich entwickeln sich die Stücke sämmtlicher Sprosse, die unter ihrer seitlichen Auszweigung liegen, stärker als die Endstücke, was in der Fig. durch die dickeren Linien angedeutet ist; oft sterben sogar die Endstücke (hier durch dünne Linien bezeichnet) frühzeitig ab; jene dickeren Basalstücke der verschiedenen aus einander hervorgehenden Auszweigungen pflegen sich dann in eine Flucht zu stellen, sie erscheinen als ein zusammenhängendes Ganzes, wie ein Hauptspross, an welchem die Endstücke der einzelnen

Sprossgenerationen wie coordinirte Seitenzweige hängen: den scheinbaren Hauptspross des Systems nennt man das Sympodium oder die Scheinaxe. Die letztere besteht z. B. bei Fig. 136 *B* aus den Stücken zwischen 1—2, 2—3, 3—4, 4—5, die schwächeren Endstücke der resp. Zweige 1, 2, 3 . . . sind seitwärts gebogen. — Die Vergleichung der Fig. *C* mit *A* zeigt nun auch, dass zwischen einem sympodial entwickelten und einem unecht dichotomischen System nur der eine Unterschied besteht, dass bei letzterem jeder Zweig nicht blos einen, sondern zwei stärkere Seitenzweige erzeugt: denkt man sich bei *C* immer abwechselnd links und rechts einen der Zweige unterdrückt, so entsteht die Form *A*, die sich dann leicht in die Form *B* verwandelt.

Die sympodialen Systeme treten in zweierlei Formen auf, je nachdem die sich weiter fortentwickelnden Seitensprosse, deren Basalstücke die Scheinaxe bilden, immer auf derselben Seite oder auf verschiedenen Seiten entstehen.

Findet die sympodiale Auszweigung immer nach derselben Seite hin statt, z. B. immer nach rechts, wie in Fig. 136 *D*, oder auch immer nach links, so heisst das ganze System ein Schraubel (Bostryx); entsteht dagegen jeder das System fortsetzende Zweig abwechselnd rechts und links, wie in Fig. 136 *A*, *B*, so ist das System ein Wickel oder Cicinnus. — Handelt es sich in diesen Fällen um blattbildende Sprosse mit schraubiger Anordnung der Blätter, so wird eine genauere Definition der Ausdrücke rechts und links nöthig; man denke sich dann durch die Längsaxe jedes Sprosses und die seines unmittelbaren Muttersprosses eine Ebene gelegt, die Medianebene, so steht bei dem Schraubel jede folgende Medianebene rechts oder immer links von der vorigen, dem Lauf der Blattspirale folgend; bei dem Wickel dagegen stehen die consecutiven Medianen abwechselnd rechts und links.

a) Bei den Thalluspflanzen und thallosen Lebermoosen ist die Dichotomie sehr verbreitet, es kommen aber auch monopodiale Verzweigungen in verschiedenster Entwickelung vor. Ausserordentlich deutlich und meist gabelig ausgebildet sind die Dichotomien bei den Algen, z. B. bei den Dictyoten, Fucusarten (zumal F. serratus); bei manchen tritt Neigung zu sympodialer Ausbildung der Dichotomien hervor, doch meist erst spät, so dass man an den Zweigenden die Dichotomie noch deutlich selbst mit unbewaffnetem Auge erkennt; ähnlich ist es unter den Lebermoosen bei den Anthoceroten, Riccien, Marchantien und Metzgerien (Fig. 137), wo die flache Ausbreitung des Thallus oder thallusähnlichen Stammes zwischen den jungen Gabelzweigen anfangs als Protuberanz (*f'*, *f''*) hervortritt, die aber nicht als Fortsetzung des Sprosses betrachtet werden kann, da ihr die Scheitelzelle und der Mittelnerv fehlt; später verwischt sich diese Protuberanz wie bei f''' [1]).

Entschieden monopodiale (seitliche) Verzweigungen sind bei Fadenalgen besonders dann deutlich, wenn die Scheitelzelle unverzweigt bleibt und Seitenzweige nur aus den Gliederzellen (Segmenten des Fadens) hervorwachsen, wie bei Cladophora, Lejolisia u. a. Doch kommt es auch vor, dass aus der Scheitelzelle selbst seitliche Verzweigungen hervorgehen, wie zumal Stypocaulon § 19, Fig. 108 zeigt. In anderen Fällen ist die Verzweigung der Scheitelzellen dichotomisch, wie bei Coleochaete soluta (II. Buch, Algen).

b) Bei den Wurzeln der Farne, Equiseten und Rhizocarpeen sowie bei denen der Coniferen, Mono- und Dicotylen (so weit sie bekannt) ist die Verzweigung immer monopodial angelegt, und auch bei der weiteren Entwickelung bleibt die Mutterwurzel meist stärker als ihre Seitenwurzeln, diese Wurzelsysteme sind daher racemos entwickelt (Fig. 123); sehr

1) Aus den oben genannten Gründen theile ich die Ansicht Kny's, dass die Verzweigung hier dichotomisch ist; man vergl. Hofmeister, allgem. Morphologie, p. 433.

schön tritt dies bei den aus den Hauptwurzeln hervorgehenden Wurzelsystemen der Dicotylen hervor, wenn man sie im Wasser keimen und fortwachsen lässt. — Dichotomie der Wurzel kommt nur bei den Lycopodiaceen und wahrscheinlich bei den Cycadeen vor, wo sie bei weiterer Ausbildung als Systeme von Gabelungen auftreten. Nach den neueren Untersuchungen von Nägeli und Leitgeb ist es allerdings noch fraglich, ob die Auszweigung selbst bei den Lycopodiaceen auf echter Dichotomie beruht[1]; jedenfalls entstehen aber die Wurzelzweige der Lycopodiaceen so nahe am Scheitel, und sie nehmen so zeitig den Character von gabelig entwickelten Dichotomien an, dass man sie wohl bis auf Weiteres als solche gelten lassen darf. Es bedarf schliesslich kaum der Erwähnung, dass bei dichotomischer Verzweigung der Wurzeln die Gabelzweige anfangs von der Wurzelhaube des in der Gabelung aufgehenden Fussstückes bedeckt sind, wie Fig. 138 zeigt.

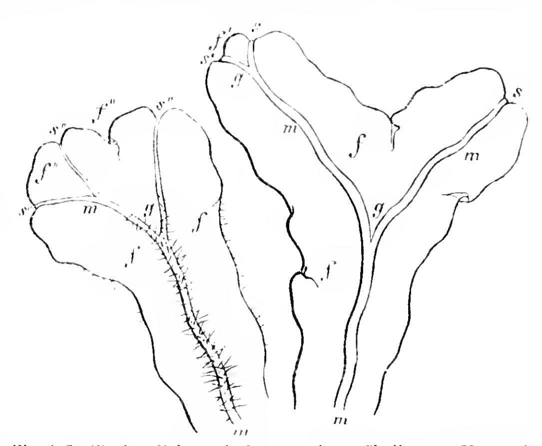



Fig. 137. Flacher dichotomisch verzweigter Thallus von Metzgeria furcata, ungefähr 15mal vergr. *m m* mehrschichtiger Mittelnerv, bei *g g* dichotomisch getheilt; *ss* Scheitelpuncte der Zweige; *f f* die flügelartigen Ausbreitungen des Thallus, aus einer Zellschicht bestehend; *f'* und *f''* die verwachsenen Flügel zwischen den Mittelnerven jüngerer Zweige. (Die linke Fig. von unten, die rechte von oben gesehen.)

c) **Blätter.** Anscheinend aus echter Dichotomie hervorgehende Gabelungen finden sich bei den Blättern mancher Farne z. B. Platycerium alcicorne[2]), und nach einer älteren Angabe Hofmeister's scheint es, dass die Verzweigung der Farnblätter sogar gewöhnlich dichotomisch angelegt wird, obgleich die ausgebildeten Blätter meist einem Monopodium gleichen; an einer als Fortsetzung des Blattstiels hinlaufenden Mittelrippe sitzen zahlreiche alternirende Lappen oder secundäre Mittelrippen mit secundären Lacinien. Da diese Auszweigungen, wie es scheint, immer alterniren, nicht opponirt sind, und die Endlappen der Blätter nicht selten als gleich starke Gabelungen sich ausbilden, so kann man nach Hofmeister's Annahme derartige Blätter als sympodial (und zwar wickelähnlich) entwickelte Dichotomien betrachten, bei denen die Mittelrippe das Sympodium, die

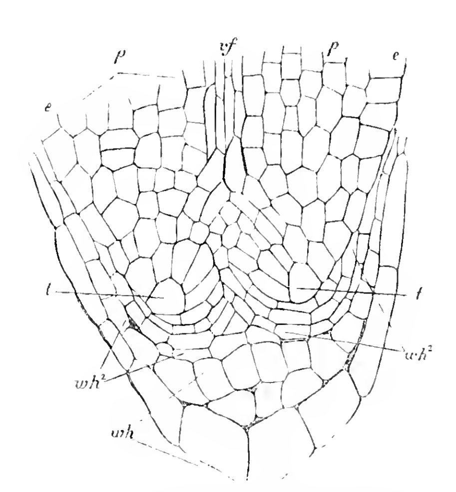



Fig. 138. Dichotomie der Wurzel von Isoëtes lacustris nach Hofmeister (100); *t t* die Scheitelzellen der Gabelzweige; *wh* die alte, vor der Gabelung gebildete Wurzelhaube; *wh*² die beiden Wurzelhauben der Gabelzweige, von jener noch bedeckt; *e* Epidermis, *p* Parenchym, *vf* Fibrovasalstrang der Wurzel.

1) Vergl. Beiträge zur wiss. Bot. von Nägeli IV. Heft, 1867. Ich würde gerade hier auf die Beziehung der Dichotomie zur Scheitelzelle weniger Gewicht legen, da die letztere bei den Lycopodiaceen kaum noch die entschiedene Bedeutung wie bei den Farnen, Equiseten und anderen Kryptogamen hat, das Scheitelwachsthum, wie es scheint, mehr dem der Phanerogamen sich annähert.

2) Der Blattstiel von Adianthum pedatum theilt sich oben in zwei gleich starke Gabeläste, deren jeder einen wahrscheinlich aus Dichotomie hervorgehenden Schraubel von Verzwei-

scheinbaren Seitenzweige die schwächeren Gabeläste darstellen (wie in Fig. 134 C), ein Verhalten, das sich nun an den Lacinien des Blattes selbst wiederholt, wenn das Blatt ein doppelt oder mehrfach gefiedertes ist. Eine ähnliche Deutung lassen vielleicht auch die einfach gefiederten Blätter der Cycadeen zu. — Aus frühzeitig eintretender Dichotomie und theilweise selbst Polytomie geht nach Payer[1] die vielfache Verzweigung der Staubblätter in den männlichen Blüthen von Ricinus hervor; die einzelnen Staubblätter erscheinen als rundliche Protuberanzen der Blüthenaxe, und jede derselben bildet sofort zwei oder mehr rundliche Protuberanzen auf ihrer Oberfläche, auf denen sich dasselbe wiederholt; im entwickelten Zustand erscheinen die Staubblätter (Fig. 139) auf langen Stielen dichotomisch oder dreifach getheilt, die Gabelungen ziemlich ungleichmässig entwickelt.

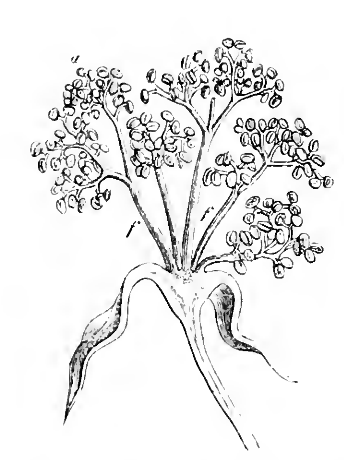



Fig. 139. Theile einer längs durchschnittenen männlichen Blüthe von Ricinus communis; *f f* die Fussstücke der vielfach verzweigten Staubblätter, *a* deren Antheren.




Fig. 140. Entwickelung gefiederter Umbelliferenblätter, *A*, *B* von Pastinaca sativa, *C* von Levisticum officinale. *A* die Scheitelregion des Hauptstammes, dessen Vegetationskegel bei *s*, dessen jüngstes Blatt bei *b* zu sehen ist; *b''* zweitjüngstes Blatt mit beginnender Fiederung; bei *C* ist *bs* die Blattspitze, *f*, *f'*, *f''* die Blattzweige erster, *φ* die der zweiten Ordnung.

Auf monopodial angelegter Auszweigung beruht dagegen die Form der gefiederten, gelappten, getheilten, geschlitzten, gezähnten Laubblätter der Mono- und Dicotyledonen[2]. Das Blatt erscheint am Vegetationskegel als rundliche, sich rasch muschelartig verbreiternde Protuberanz (*b* in *A* Fig. 140), die an ihrem Scheitel rüstig fortwächst, unterhalb desselben aber an der rechten und linken Kante in acropetaler Ordnung seitliche Protuberanzen hervortreten lässt, die, ebenfalls am Scheitel fortwachsend (*f*), auch ihrerseits wieder seitliche Protuberanzen zweiter Ordnung (*φ*) erzeugen; je nach dem Verhältniss der Flächenbildung

gungen bildet; die schwächeren Gabelzweige des Schraubels stehen aufwärts und bilden je eine Mittelrippe mit zahlreichen Fiederblättchen, also wahrscheinlich einen aus weiterer Dichotomie hervorgegangenen Wickel. Es ist dies eine der schönsten Blattformen, deren Entwickelungsgeschichte von ganz besonderem Interesse wäre.

1) Payer: Organogenie de la fleur. Tab. 108, bestätigt durch Warming l. c.

2) Was zuerst ausführlich von Nägeli (in pflanzenphys. Unters. von Nägeli und Cramer, Heft II) an den Blättern von Aralia spinosa dargethan wurde. — Vergl. Eichler: zur Entwickelungsgeschichte des Blattes (Dissertation, Marburg 1861).

in den Blättern erscheinen später diese Protuberanzen als Lappen einer einheitlichen Fläche oder als scharf gesonderte Fiederblättchen.

Wenn an dem mittleren Theil des Blattes nach und nach zwei Reihen seitlicher Auszweigungen entstehen, so bleiben diese gewöhnlich schwächer als jener, auch ihre seitlichen Auszweigungen sind minder zahlreich und schwächer; die Ausbildung solcher monopodial angelegter Verzweigungssysteme von Blättern ist also racemös. Die Ausbildung kann aber auch cymös werden und selbst zur Bildung von Sympodien führen, zumal dann, wenn rechts und links am primären Blatt nur eine Auszweigung entsteht. So ist es z. B. bei den Blättern von Helleborus, Rubus und mehreren Aroideen, wie Sauromatum und Amorphophallus. Die Fig. 141 zeigt in *A* ein schwächliches Blatt der letztgenannten Pflanze mit nur je einer Auszweigung auf jeder Seite; entwickeln sich die Blätter aber kräftiger, wie *B* zeigt, so bildet jeder Seitenlappen 2, 2 auf der Aussenseite wieder einen Lappen dritter Ordnung 3, 3, der einen solchen vierter Ordnung 4, 4 u. s. w. erzeugt. Nach den im § oben angegebenen allgemeinen Begriffsbestimmungen ist nun die erste Auszweigung des Blattes 1 mit 2, 2 ein Dichasium; jeder Zweig des Dichasiums aber entwickelt sich einseitig weiter, indem immer nur auf der rechten oder nur auf der linken Seite neue Auszweigungen entstehen, 3 aus 2 und 4 aus 3; jeder Seitenzweig erzeugt also ein sympodiales System und zwar einen Schraubel (Bostryx).

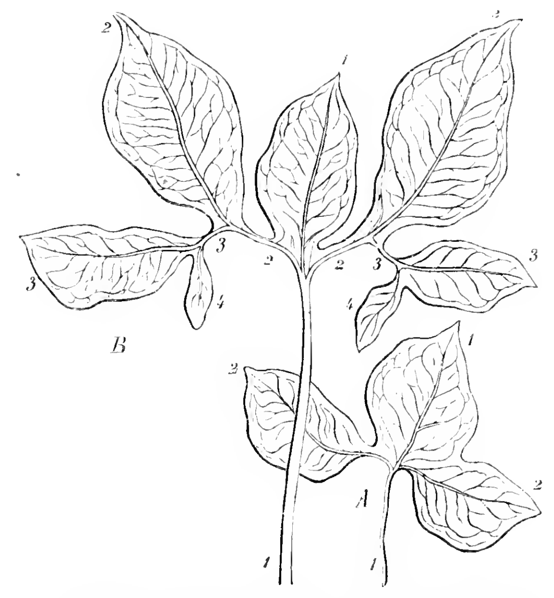


Fig. 141. Blätter von Amorphophallus bulbosus; *A* ein solches mit einmaliger, *B* eines mit dreimaliger Auszweigung der Lamina.

Denkt man sich nun die sympodial verbundenen Fussstücke 2, 3, 4 an beiden Seitensprossen sehr verkürzt, so dass die Basen der Lappen 2, 3, 4 dicht an die Basis der Lamina 1 kommen, so scheinen dann sämmtliche Blattlappen aus einem Punct zu entspringen, und das Blatt wird ein handförmiges oder gefingertes (Folium digitatum) genannt. Doch scheint es, als ob solche Blätter auch dadurch zu Stande kämen, dass aus dem breiten Ende des jungen Blattes selbst erst ein Mittellappen und dann rechts und links abwärts und innen zusammenschliessend neue seitliche Lappen sich bilden, die also ihrer Entstehung nach coordinirt sind, wie bei Lupinus nach Payer's Abbildungen (organogénie de la fleur. Fol. 104); bleiben dann die Lappen unter sich verbunden, oder treten sie gleich als eine continuirliche Lamelle hervor, so giebt es ein schildförmiges Blatt (Folium peltatum)[1]. Ausführlicher auf diese Verhältnisse einzugehen, ist ohne zahlreiche Abbildungen, die hier keinen Platz finden können, unmöglich. Dagegen mag Fig. 142 noch schliesslich die Entstehung der viertheiligen Lamina des Blattes von Marsilia Drummondi nach den Untersuchungen J. Hanstein's[2] erläutern. Das Blatt entsteht hier aus einer Zelle des Vegetationskegels des Stammes, welche

1) Man vergl. ferner: Trecul, Formation des feuilles in Ann. des sc. nat. 1853. T. XX, und Payer, l. c. p. 403. — Entwickelung der Blattgestalten, Jena 1846.
2) Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. IV.

als Blattscheitelzelle zwei Segmentreihen erzeugt, aus denen die rechte und linke Blatthälfte sich aufbaut. So entsteht zunächst ein am Scheitel fortwachsender, dem Stamme zu gekrümmter breiter Kegel, der künftige Blattstiel (*AB*). Hat dieser eine gewisse Höhe erreicht, so verbreitert er sich nach rechts und links, unterhalb der noch fortwachsenden Spitze *bs* in *D* entsteht beiderseits eine Protuberanz *stb*; während nun die letzteren (ohne Scheitelzelle) sich weiter vorwölben (*C, stb*), hört das Scheitelwachsthum des Blattes auf (*C, bs*), die Scheitelzelle verschwindet, und bald erheben sich neben dem Scheitelpunct zwei gleich starke Auswüchse, die sich gleich den früheren seitlichen nun stark vergrössern und zu breiten Blattlappen auswachsen; es entsteht also eine viertheilige Spreite am Ende des Blattstiels, deren seitliche Lappen durch seitliche Sprossung, deren mittlere aber durch Dichotomie entstanden sind. Die vier Lappen bleiben bei weiterer Ausbildung an ihrer Basis schmal, sich am freien Rande stark verbreiternd, und da der Blattheil, aus welchem sie entstehen, kurz und schmal bleibt, so scheinen sie am fertigen Blatt aus einem Puncte, dem Ende des Stiels, zu entspringen.

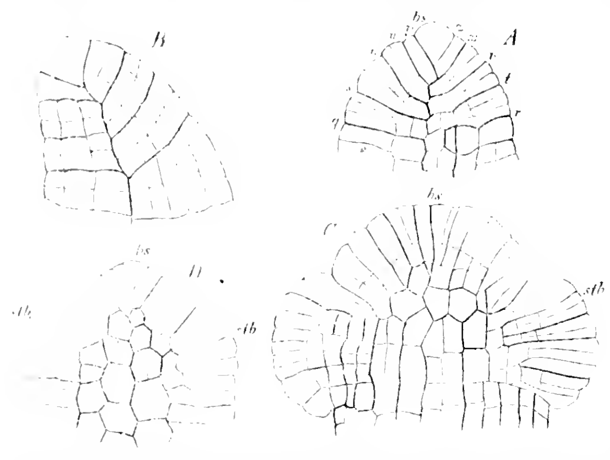



Fig. 112. Entwickelung des Blattes von Marsilia Drummondi nach J. Hanstein: *A, C, D* von der Innenfläche gesehen, *B* Längsdurchschnitt senkrecht auf *A*. *bs* Blattscheitel, *q—z* die Segmente der Scheitelzelle. *stb* die seitlichen Lappen der Lamina in frühester Jugend.

b) Verzweigungssystem blattbildender Sprosse. Auf Dichotomie beruht die Verzweigung des Stammes der Lycopodiaceen. Bei Psilotum triquetrum bilden sich alle Gabeläste gleichmässig aus, es ist die regelmässigst entwickelte Dichotomie, die sich bei Gefässpflanzen findet; viel unregelmässiger ist die Ausbildung bei den Lycopodien, aber doch immer so, dass die Gabelung überall deutlich hervortritt; bei den Selaginellen dagegen ist sie meist nur an den jüngsten Zweigenden noch kenntlich, da sich die Gabeläste sympodial und zwar nach Art von Wickeln ausbilden; es geschieht dies oft so (z. B. bei S. flabellata), dass der Gesammtumriss eines aus zahlreichen Bifurcationen bestehenden Astes eine Form annimmt, die einem vielfach gefiederten Farnblatt ähnlich ist; der Anfänger, der sich die verschiedene Entwickelungsweise eines aus dichotomischer Anlage hervorgehenden Systems, zumal die Entstehung sympodialer Formen aus Dichotomien klar machen will, kann keine geeigneteren Studienobjecte finden, als die Selaginellen, die in allen Warmhäusern cultivirt werden. Ueber die Verzweigung des Stammes der Farne und Rhizocarpeen sind die betreffenden Klassen im II. Buch zu vergleichen.

Monopodial angelegt ist die Verzweigung immer bei den Stämmen der Characeen, Equiseten, Coniferen, hier auch immer racemös entwickelt; die ebenfalls aus monopodialer Anlage hervorgehenden Zweigsysteme der Laubmoose sind zuweilen sympodial entwickelt (Innovationen acrocarper Moose unter der Blüthe), oft sehr unregelmässig, zuweilen aber auch so, dass reichgliedrige Sprosssysteme bei racemöser Ausbildung bestimmte Umrisse wie vielfach gefiederte Blätter annehmen (Hylocomium, Thuidium u. a.).

Die Verzweigung der Mono- und Dicotylen ist der Anlage nach immer monopodial, die Ausbildung der Systeme aber ausserordentlich mannigfaltig; besonders können an derselben Pflanze, demselben Verzweigungssysteme, verschiedene Formen, racemöse und cymöse, auftreten. Sehr augenfällig und in mannigfaltiger Art machen sich gewöhnlich die Eigen-

thümlichkeiten der verschiedenen Ausbildungsformen in den Inflorescenzen geltend, und da hier die Aufmerksamkeit der Botaniker schon seit längerer Zeit der Sache gewidmet war, sind sie nicht nur für die Pflanzenbeschreibung vielfach verwendet, sondern auch mit Namen belegt worden, denen die hier im allgemeineren Sinne verwendeten z. Th. entlehnt sind. Eine speciellere Charakteristik der Verzweigungssysteme, welche man bei den Blüthenpflanzen Inflorescenzen oder Blüthenstände nennt, folgt bei der allgemeinen Betrachtung der Angiospermen im II. Buch; hier sei einstweilen darauf hingewiesen, dass die als Aehre, Traube, Rispe, bezeichneten Formen besonders deutliche Beispiele der racemosen Entwickelung, die als Dichasien, cymöse Dolden (bei Euphorbien), als Wickel und Schraubel bezeichneten als Beispiele cymöser Entwickelung monopodial angelegter Verzweigungssysteme gelten können.

Dieselben Gesichtspuncte der Beurtheilung gelten aber auch für die gesammte übrige vegetative Verzweigung der Blüthenpflanzen. Die Sympodienbildung wird nicht selten dadurch veranlasst, dass die Gipfeltheile oder Endknospen der Sprosse verkümmern, während die nächste Seitenknospe sich um so stärker und als scheinbare Fortsetzung des Muttersprosses entwickelt, wie bei Robinia, Corylus, Cercis und vielen anderen; bei der Linde ist selbst der Hauptstamm ein auf diese Art gebildetes Sympodium. — Wenn die oberirdischen blüthentragenden Sprosse jährlich absterben, die unterirdischen Theile aber lebendig bleiben, so entstehen zuweilen unterirdische Sympodien, welche aus verhältnissmässig kurzen, aber dicken Basalstücken zahlreicher und grosser, längst abgestorbener Sprosse zusammengesetzt sind. So ist es z. B. bei Polygonatum multiflorum, dessen unterirdischer Stamm unter dem Namen Salomonssiegel bekannt ist. Fig. 143 stellt das vordere Stück eines solchen mit Weglassung der in acht früheren Jahrgängen erzeugten Glieder dar. Der mit der Jahreszahl 1866 bezeichnete Stumpf $b$ ist das untere Stück des aufrechten, oberirdischen, Laubblätter und seitliche Blüthen tragenden Sprosses, der im genannten Jahr vorhanden war; dieser Spross ist aber selbst nur der Gipfeltheil; sein viel dickeres Basalstück ist in der Oberansicht $B$ mit $n+2$ bezeichnet; der dünnere Gipfeltheil stirbt im Herbst ab und bei $b$, $b$ unter den Jahreszahlen 1864, 1865 sind die Narben, welche nach Ablösung der früheren ähnlichen Gipfelstücke zurückblieben, zu sehen. Das hier vorliegende Stück des Sympodiums besteht also aus den drei Basalstücken $n$, $n+1$, $n+2$, drei Sprossen, deren jeder in dem bezeichneten Jahr seinen Laubblätter und Blüthen tragenden Gipfel oberirdisch entfaltet hat; ebenso wird sich nun die Knospe $n+3$ weiter entwickeln; sie entspringt aus der Axel des Blattes, dessen Narbe (Insertion) mit $9''$ bezeichnet ist; das Basalstück des daraus hervorgehenden Sprosses wird ein neues Stück zu dem Sympodium

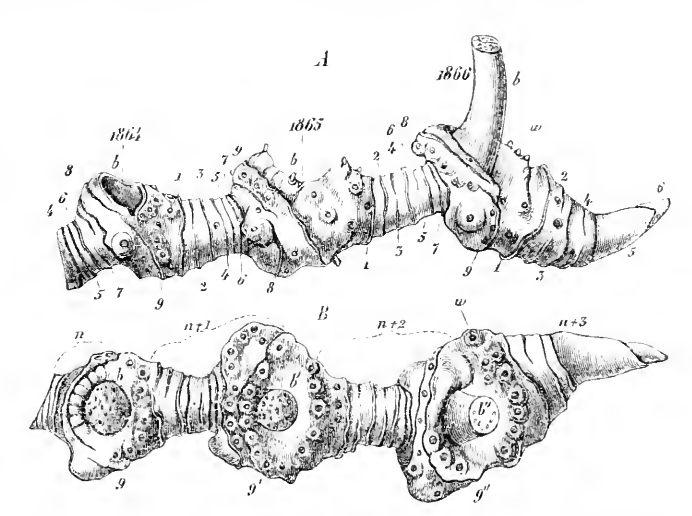



Fig. 143. Polygonatum multiflorum, ein vorderes, aus vier Jahrgängen bestehendes Stück eines viel längeren Rhizoms. $A$ im Profil, $B$ von oben gesehen; die sämmtlichen Adventivwurzeln sind abgeschnitten, ihre Stellung an den rundlichen Warzen kenntlich. Die Zahlen 1864, 1865, 1866 bezeichnen die Jahre, in denen die betreffenden Stücke des Sympodiums zugewachsen sind.

hinzufügen, der Gipfeltheil sich aufwärts wenden und Laub und Blüthen entwickeln, um dann abzusterben. So wie $n+3$ aus einer Blattaxel als Seitenspross von $n+2$, so ist auch dieses aus $n$ entstanden. — Jeder dieser Sprosse hat an seinem Basalstück neun häutige, farblose Schuppenblätter (Niederblätter) erzeugt, die bei $n+3$ noch zum Theil erhalten sind, während bei $n$, $n+1$, $n+2$ nur noch ihre Narben gesehen werden; die Zahlen 1 bis 9 bezeichnen dieselben in jedem Jahrgang. Jedesmal in der Axel des neunten und letzten Niederblattes ist der neue Seitenspross entstanden, dessen folgende Blätter dann Laubblätter auf dünnen, gestreckten Internodien sind, während die Internodien des Basalstückes zwischen den häutigen Niederblättern kurz und dick werden. Die Blätter stehen an den Basalstücken zweigliedrig, rechts und links alternirend, wie man auch an ihren Narben noch erkennt, nennt man die Stellung des neunten Blattes des Gliedes $n$ links, so steht das des Gliedes $n+1$ rechts, das des Gliedes $n+2$ wieder links; die Sprosse, welche das Sympodium fortsetzen, stehen also ebenfalls abwechselnd links und rechts, und somit ist das Sympodium hier ein Wickel (Cicinnus).

Es leuchtet ein, dass die Wachsthumsverhältnisse ganz dieselben bleiben würden, wenn am Schluss jeder Vegetationsperiode, nachdem die Knospe für das nächste Jahr hinreichend erstarkt ist, der ganze Spross sammt seinem Basalstück abstürbe und durch Verwesung zerstört würde; dann würde sich zwar kein Sympodium bilden, aber die Entwickelung der unterirdischen Knospen wäre dennoch eine sympodiale. So ist es z. B. bei unseren einheimischen, knollenbildenden Ophrydeen, nur mit dem Unterschied, dass, wenn hier ein Sympodium wirklich zu Stande käme, es ein Schraubel sein würde; ähnlich, aber etwas verwickelter sind diese Verhältnisse bei Colchicum.

Die Erläuterung derartiger Wachsthumsverhältnisse erfordert, wie das obige Beispiel zeigt, viel Raum, ich verweise daher auf die unten genannten Arbeiten von Irmisch[1]. Wo bei den Mono- und Dicotylen die Blätter deutlich entwickelt sind, und dies ist nur bei manchen Inflorescenzen nicht der Fall, da ist es fast immer leicht, über die wahre Natur eines Verzweigungssystems auch ohne mikroskopische Beobachtungen ins Reine zu kommen, weil, mit Ausnahme weniger Fälle, die Verzweigung axillär ist; die Stellung der Blätter giebt dann z. B. Aufschluss darüber, was bei sympodialen Scheinaxen Muttespross und Seitenspross ist; doch kommen zuweilen auch Verschiebungen (z. B. bei den Solaneen) vor, die zu Irrthümern führen könnten, wenn man nicht auf die frühesten Entwickelungszustände zurückgeht.

§ 26. **Stellungsverhältnisse seitlicher Glieder an gemeinsamer Axe**[2]. Um die hier zu betrachtenden Thatsachen auf einfache und klare Ausdrücke zu bringen, ist es nöthig, uns vorläufig über den Gebrauch einiger Kunstausdrücke und geometrischer Hilfsvorstellungen zu verständigen.

Mit der Bezeichnung Axengebilde oder Axe ist im Folgenden, wenn es nicht ausdrücklich anders gesagt wird, jedes an seinem Scheitel fortwachsende Glied zu verstehen, welches Seitenglieder hervorbringt; also eine Mutterwurzel mit ihren Seitenwurzeln, ein Stamm mit seinen Blättern, eine Blattmittelrippe mit

---

1) Irmisch: Knollen und Zwiebelgewächse. Berlin 1850. — Biologie und Morphologie der Orchideen. Leipzig 1853. — Beiträge zur Morphologie der Pflanzen. Halle 1854, 1856. — Dessen Aufsätze in der Botan. Zeitung und in der Regensburger »Flora«.

2) Roper: Linnaea 1827, p. 84. — Schimper-Braun: Flora 1835, p. 145, 737, 748. — Bravais: Ann. des sc. nat. 1837, T. VII, p. 42, 193. — Wichura: Flora 1844, p. 161. — Sendtner: Flora 1847, p. 201, 217. — Brongniart: Flora 1849, p. 25. — Braun: Jahrb. f. wiss. Bot. I. 1858, p. 307. — Irmisch: Flora 1851, p. 81, 497. — Hanstein: Flora 1857, p. 407. — Schimper: ibid. p. 680. — Buchenau: Flora 1860, p. 448. — Stenzel: Flora 1860, p. 45. — Zahlreiche Aufsätze von Wydler: z. B. Linneae 1843, p. 153. Flora 1844, 1850, 1851, 1857, 1859, 1860, 1863 und anderwärts. — Hofmeister: Allgemeine Morphologie der Gewebe. Leipzig. 1868; § 8 u. 9.

ihren Blättchen, Lacinien, Lappen, oder ein Thallusspross mit seinen seitlichen Auswüchsen.

Treten aus einer Querzone der Axe zwei oder mehr gleichartige Seitenglieder nach verschiedenen Richtungen hervor, so werden sie als Quirl zusammengefasst; ein echter Quirl entsteht, wenn die ihn erzeugende Querzone der Axe schon ihrer ursprünglichen Anlage nach eine solche ist (Fig. 144); ein unechter oder Scheinquirl entsteht, wenn die Querzone durch Verschiebung der Axentheile entsteht, oder wenn dicht beisammen entstandene Seitenglieder durch nachträgliche ungleichmässige Streckung der Axe so auseinander gerückt werden, dass sie im fertigen Zustand auf bestimmte Querzonen vertheilt erscheinen. — Simultane Quirle sind solche, deren Glieder oder Strahlen gleichzeitig auftreten (Fig. 144); succedane Quirle entstehen, wenn nach und nach an einer Querzone die Glieder hervorwachsen, entweder von einem Puncte der Peripherie aus nach rechts und links fortschreitend, wie bei Fig. 145 und bei den echten Blattquirlen der Charen, oder in anderer Ordnung wie bei den echten Blattquirlen der Salvinia (siehe unten) und bei den drei- und fünfgliedrigen Blüthenkelchen der meisten Phanerogamen.

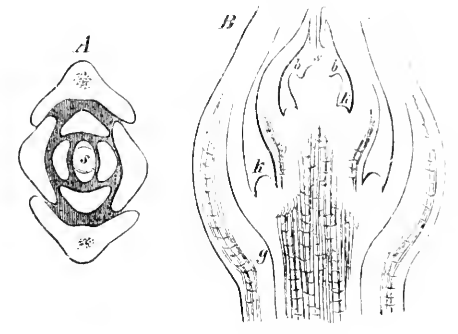



Fig. 144. Scheitelregion eines Sprosses von Coriaria myrtifolia, in *A* im Querschnitt, *B* im Längsschnitt, *s* Stammscheitel, *b*, *b* Blätter, gepaart d. h. in zweigliedrigen decussirten Quirlen; *k* Achselknospen, *g* jüngste Gefässe.

Vereinzelte oder zerstreute Stellung findet dagegen statt, wenn jedes Glied auf einer anderen Querzone der Axe steht.

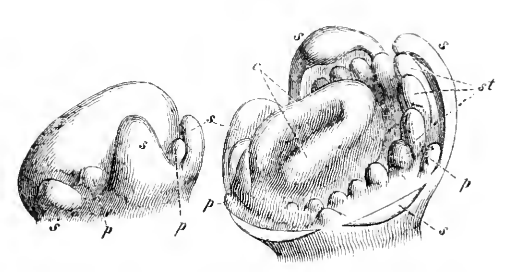



Fig. 145. Entwickelung der Blüthe von Reseda odorata nach Payer, links eine jüngere, rechts eine ältere Knospe, an letzterer die vorderen Kelchblätter *s* weggeschnitten, die hinteren erhalten; *p p* Blumenblätter, *st* Staubblätter, hinten schon gross, vorn noch nicht angelegt; *c* das Carpell (Fruchtanlage).

Denkt man sich die Oberfläche eines Axengebildes (die zuweilen eine ganz ideale ist, wie bei Aspidium filix mas u. a.) continuirlich durch die Basis der Seitenglieder fortgesetzt, so ist der Durchschnitt die Insertionsfläche derselben; ein in dieser gedachter Punct ist als ihr organisches Centrum zu betrachten, obgleich er gewöhnlich nicht ihrem geometrischen Mittelpunct entspricht: dieser Punct mag der Insertionspunct heissen (vergl. § 27).

Eine Ebene, welche ein Seitenglied symmetrisch halbirt, oder doch in zwei einander gleichartige Hälften theilt, und die Wachsthumsaxe des Seitengliedes sowie die des Axengebildes enthält, geht durch den Insertionspunct und heisst die Mediane des betreffenden Seitengliedes.

Sind Glieder an verschiedenen Höhen der Axe so geordnet, dass ihre Medianen zusammenfallen, so bilden sie eine gerade Reihe oder Orthostiche: gewöhnlich finden sich an einem Axengebilde zwei, drei oder mehr Orthostichen. Sind

gar keine Orthostichen vorhanden, d. h. schneiden sich die Medianen sämmtlicher Glieder an einer Axe, so sind diese ausweichend angeordnet.

Die Grösse des Winkels, den die Medianen zweier Glieder derselben Axe einschliessen, ist ihre Divergenz; sie wird entweder in Graden ausgedrückt oder als Bruchtheil des Axenumfanges, den man sich dann als Kreis denkt, was er gewöhnlich thatsächlich nicht ist. — Um die Divergenzen leicht zu veranschaulichen, kann man sie auf die Horizontalprojection des senkrecht gedachten Axengebildes auftragen, z. B. in der Art, wie es in Fig. 146 und 147 geschehen ist. Die Querschnitte des Axengebildes, welche Seitenglieder (hier Blätter) tragen, sind

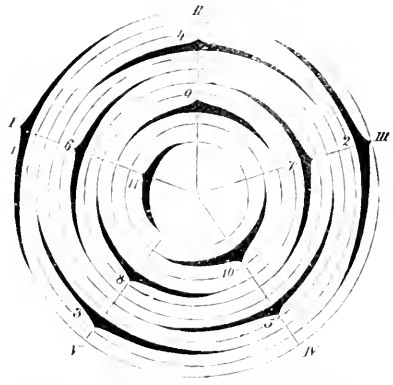



Fig. 146. Diagramm eines Sprosses mit einzeln nach constanter Divergenz $^2/_5$ gestellten Blättern.

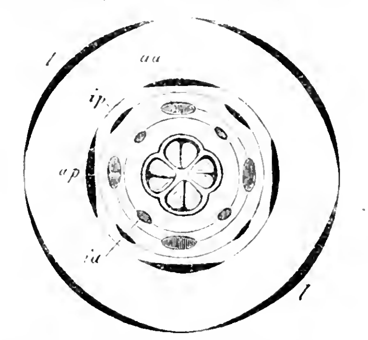



Fig. 147. Diagramm des Blüthenstengels von Paris quadrifolia; *l l* Quirl der grossen Laubblätter unter der Blüthe; *ap* äusseres, *ip* inneres Perigon, *aa* äussere, *ia* innere Staubblätter; in der Mitte die aus 4 Fruchtblättern bestehende Fruchtanlage.

als concentrische Kreise verzeichnet, und zwar so, dass der äusserste Kreis dem untersten, der innerste dem obersten Querschnitt entspricht; auf diese Kreise, welche also in ihrer Reihenfolge bei acropetaler Entwickelung der Axe die Altersfolge von aussen nach innen darstellen, trägt man die Orte der Glieder als Puncte ein, oder man deutet ungefähr die Formen der Insertionsflächen selbst an, wie in unseren Figuren. Auf einer solchen Projection oder dem Diagramm erscheinen nun die Medianebenen der Glieder als radiale Linien, die in Fig. 146 mit *I*, *II* bis *V* bezeichnet sind; da hier mehrere Glieder auf je einer Mediane liegen, so sind sie in Orthostichen geordnet, und diese selbst sind so geordnet, dass sie den Umfang in fünf gleiche Theile theilen. Betrachtet man aber die Glieder in ihrer Altersfolge, welche durch die Ziffern 1, 2, 3 bis 11 bezeichnet ist, so sieht man, dass die Divergenz zwischen 1 und 2 gleich $^2/_5$ ist, ebenso gross ist die zwischen 2 und 3, 3 und 4 u. s. w. Die Divergenzen sind alle gleich oder die Glieder haben hier an derselben Axe die constante Divergenz $^2/_5$. — Bei Fig. 147 sind die Glieder in vierzählige Quirle geordnet, auf jedem Kreise oder Querschnitt stehen hier vier unter sich gleichartige Glieder mit der Divergenz $^1/_4$; die auf einander folgenden Quirle sind aber so gestellt, dass die Medianen eines Quirls den Divergenzwinkel des vorigen und des folgenden gerade halbiren; die Quirle alterniren hier, und sämmtliche Glieder sind in acht Orthostichen geordnet. Stehen dagegen zwei Quirle so über einander, dass ihre Glieder in dieselben Medianen fallen, sich decken, so sind sie superponirt: so ist z. B. der Staubblattquirl dem der Corolle bei Primula superponirt und an den Hauptwurzeln von Phaseolus, Tropaeolum, Cucurbita und anderen Dicotylen treten nicht selten superponirte Quirle

von Seitenwurzeln auf. — Sind alternirende Quirle zweigliedrig, so nennt man die Stellung der Glieder decussirt, wie in Fig. 144, ein bei Blättern sehr häufiger Fall. —

Handelt es sich darum, die Divergenzen nicht bloss an einer Axe, sondern an einem Axensystem z. B. an einem System blattbildender Sprosse durch eine Horizontalprojection zu veranschaulichen, so kann man nach demselben Princip verfahren, wie in Fig. 148. Jedes System concentrischer Kreise enthält die Glieder (hier Blätter) einer Axe; die seitlichen Axen, hier Axelsprosse, sind zwischen der Insertion der betreffenden Blätter und ihrer Stammaxe eingetragen. —

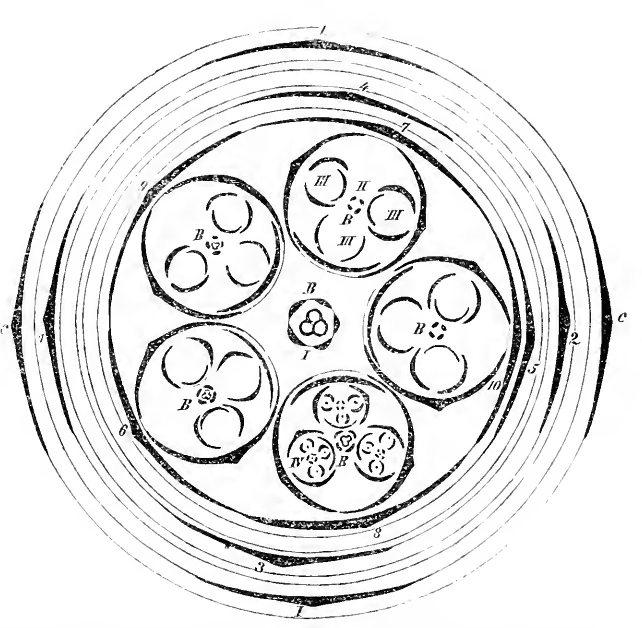



Fig. 148. Diagramm einer schwachen Pflanze von Euphorbia helioscopia; *c c* die Cotyledonen; *I*, *I* die ersten, 1 bis 10 die späteren Laubblätter; 6, 7, 8, 9, 10 bilden einen Quirl; bei *B I* in der Mitte die Endblüthe des Hauptsprosses; *B II* die Endblüthe eines der fünf Axelsprosse, bei *III*, *III*, *III* die Blätter dreier Axelsprosse 2ter Ordnung.

Sind die Axenglieder sehr verkürzt, so ersetzt oft schon die Scheitelansicht (von oben her) einer Axe mit ihren Seitengliedern das Diagramm, wie z. B. bei den Blattrosetten der Crassulaceen und den meisten Blüthen; in anderen Fällen leistet ein Querschnitt durch die Knospe den Dienst, über die Divergenzen der Blätter zu orientiren; in vielen anderen Fällen sind aber die Stellungsverhältnisse mehr verdeckt und nur durch weitläufigere Untersuchung zu ermitteln; neben entwickelungsgeschichtlichen Studien sind dann nicht selten besondere, auf geometrischen Grundsätzen beruhende Methoden nöthig, um die Stellungsverhältnisse richtig und zugleich anschaulich darzustellen.

Unter Umständen empfiehlt es sich auch, die Stellungsverhältnisse statt auf einer Horizontalprojection lieber auf der abgewickelten Oberfläche des Axengebildes zu verzeichnen, wobei man dann das letztere als einen Cylinder betrachtet, dessen Oberfläche man sich flach ausgebreitet denkt. Durch gerade Querlinien bezeichnet man auf dieser Fläche die über einander liegenden Querschnitte der Axe, auf denen die Orte der Glieder einzutragen sind.

Unter den verschiedenen willkürlichen Constructionen, welche man auf dem Papier, im Gedanken oder an den Objecten selbst vornehmen kann, um die Stellungsverhältnisse zu vergleichen oder auf kurze geometrische oder arithmetische Ausdrücke zurückzuführen, ist folgende von ganz besonderem Interesse, die man

vorwiegend auf die Stellungsverhältnisse der Blätter und Seitensprosse angewendet hat; man denkt sich, von irgend einem älteren Gliede ausgehend, eine Linie so geführt, dass sie immer nach rechts oder nach links hin die Axe umlaufend die Insertionspuncte aller folgenden Seitenglieder ihrer Altersfolge nach in sich aufnimmt; diese Linie nennt man, von der Betrachtung der Horizontalprojection ausgehend, die genetische Spirale, in Wirklichkeit ist es eine den Stamm in mehr oder minder regelmässigen Steigungen umlaufende Schraubenlinie [1]. Man hat die Bedeutung dieser Construction weit überschätzt und sie auch da angewendet, wo sie nicht nur für die Entwickelungsgeschichte unzulässig erscheint, sondern auch aufhört, einen blos geometrischen Sinn zu haben, wo sie die Anschauung der Stellungsverhältnisse nicht mehr erleichtert, sondern geradezu erschwert und verwirrt.

Wo es sich um einzeln stehende Blätter oder Sprosse handelt, die an der Axe nach 3, 4, 5, 8 oder mehr Richtungen hinstehen, und deren Divergenzen nicht allzu variabel sind, da dient die Construction der genetischen Spirale allerdings zu einer raschen Orientirung (Fig. 149) in der Blattstellung, und die genauere Kenntniss der besonderen Eigenschaften dieser idealen Linie kann unter den genannten Umständen der Morphologie von besonderem Nutzen sein; in manchen Fällen lässt sie sich selbst auf die gegenseitige Stellung von Quirlen mit Vortheil anwenden. — In sehr zahlreichen Fällen aber erscheinen andere Constructionen weit naturgemässer, indem sie eine leichtere Orientirung über die Stellungsverhältnisse gewähren und sich den Wachsthumserscheinungen auch besser anschliessen. Geradezu unmöglich ist die Construction der verlangten genetischen Spirale da, wo die Blätter in simultanen Quirlen auftreten [2], wie die Corollen, Staubblätter und Carpelle der meisten Blüthen; ebenso bei succedanen Quirlen, deren Glieder von einem Puncte der Axe ausgehend, nach rechts und links fortschreitend sich bilden, wie bei den Characeen und in der Blüthe von Reseda (Fig. 145). Bei den succedanen Quirlen von Salvinia natans wäre die Construction einer genetischen Spirale ebenso unmöglich. Fig. 150 *B* zeigt hier das Diagramm des Stammes mit drei consecutiven dreigliedrigen Quirlen: in jedem derselben entsteht das Blatt *w* zuerst, dann das Blatt $L_1$ und zuletzt das Blatt $L_2$. Will man nun die verlangte Spirale construiren, so muss man von *w* über $L_2$ hinweg nach $L_1$,

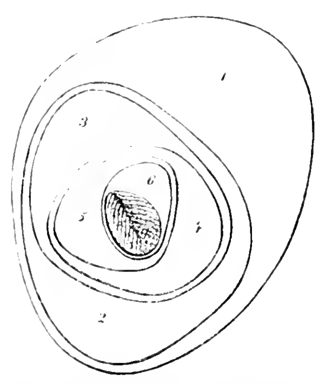



Fig. 149. Querschnitt durch das Convolut der Blattscheiden 1 bis 6 von Sabal umbraculifera; in der Mitte der Durchschnitt einer jungen Blattspreite. Die Blätter sind nach der Divergenz $^2/_5$ geordnet. Verbindet man die Ziffern 1 bis 6 durch eine Linie, so erhält man die genetische Spirale.

1) Ist die Schraubenlinie oder Spirale von rechts nach links gewunden, so heisst der rechte Rand der Blätter der kathodische, der linke (aufsteigende) Rand der anodische; umgekehrt bei der entgegengesetzten Richtung der von aussen gesehenen Schraube.

2) Viele Schriftsteller wenden freilich auch in solchen Fällen die von Spiralstellungen entlehnten Anschauungen an, indem sie die simultan entstandenen Glieder des Quirls willkürlich als succedan entstandene betrachten, womit man sich selbst den Weg zu tieferer Erkenntniss abschneidet.

dann in derselben Richtung fort über $w$ hinweg nach $L_2$ gehen, man bekommt so zunächst einen Umlauf der Linie, der selbst ein Kreis ist, und in welchem die Divergenzen der auf einander folgenden Blätter sehr verschieden sind; geht man dann auf den folgenden Quirl über, so schreitet die Linie wohl bis zum nächsten Blatte $w$ spiralig fort; um aber im 2ten Quirl in der genetischen Reihenfolge zu bleiben, muss man nun die Linie in entgegengesetzter Richtung fortführen, was sich mit jedem neuen Quirl wiederholt. Es leuchtet ein, dass auf diese gezwungene Art keine Anschaulichkeit erzielt wird, und die ganze Construction erscheint vollkommen überflüssig, da kein entwickelungsgeschichtliches Moment sie fordert. Der Stamm baut sich bei dieser Pflanze, wie Pringsheim gezeigt hat, aus zwei Segmentreihen auf, welche nach rechts und links alternirend ($G$, $H$, $J$, $K$ u. s. w. in Fig. 150 $A$) aus der Scheitelzelle entstehen. Schon vor der Blattbildung erfährt jedes Segment verschiedene Theilungen, und zunächst werden so Querscheiben des Stammes gebildet, die abwechselnd als Stammknoten und Internodien fungiren. Jede Knotenscheibe besteht aus der vorderen Hälfte eines älteren und der hinteren Hälfte eines nächstjüngeren Segments, wie die Figur zeigt. Ein Internodium wird von einem ganzen Segment der einen Reihe und aus zwei halben Segmenten der anderen Reihe gebildet. Ganz bestimmt gelagerte Zellen der Knotenscheiben erzeugen die Blätter in der angegebenen Reihenfolge. Nichts weist bei dieser Entwickelung darauf hin, dass die Blätter in spiraliger Reihenfolge entstehen, vielmehr zeigt die bilaterale Bildung des Stammes, dass eine spiralige Construction hier ganz und gar unzulässig ist. Dasselbe liesse sich bei Marsilia beweisen, wo der kriechende Stamm auf seinem Rücken zwei Reihen von Blättern trägt, während die Bauchseite Wurzeln bildet; die rückenständigen Blätter lassen sich in diesem Fall ihrer Altersfolge nach durch eine nach rechts und links geknickte Zickzacklinie verbinden, welche die blattfreie Bauchseite des Stammes gar nicht berührt und in ihrem Verlauf der bilateralen Bildung auch dieses Stammes entspricht. — Bedeutungslos erscheint die Spiralconstruction auch in all den Fällen, wo es gleichgiltig ist, ob man die Spirale oder Schraubenlinie nach links oder nach rechts hinführt; so ist es bei zweireihig gestellten Gliedern, deren constante Divergenz $^1/_2$ ist, die also in zwei einander diametral gegenüberliegenden Orthostichen alternirend angeordnet sind, wie die Verzweigungen so vieler Thallome (z. B. Stypocaulon Fig. 108), die Blätter der Gräser, der Seitensprosse von Tilia, Ulmus, Corylus u. s. w. In all diesen Fällen

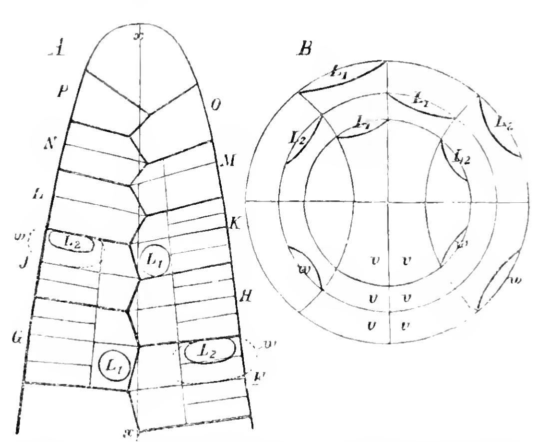



Fig. 150. $A$ der Vegetationskegel des Stammes von Salvinia natans schematisch und von der Rückenfläche aus gesehen; $x\,x$ Projection der Ebene, welche ihn vertikal in eine rechte und eine linke Hälfte theilt; die Segmente sind durch stärkere Umrisse angedeutet, ihre Theilungen durch schwächere Linien; die Reihenfolge der Segmente durch die Buchstaben $F$, $G$, $H$, $J$ bis $P$ angegeben; $B$ Diagramm des Stammes mit drei Blattquirlen, deren ventrale Seite durch $v\,v$ angedeutet ist; $w$ das zuerst entstehende Wasserblatt, $L_1$ das darauf entstehende Luftblatt, $L_2$ das zwischen beiden zuletzt entstehende zweite Luftblatt desselben Quirls (nach Pringsheim).

entschieden bilateralen Aufbaues kann die genetische Spirale ebenso gut und mit denselben Divergenzschritten nach links wie nach rechts aufsteigend gedacht werden, wodurch sie natürlich ihre Bedeutung für jede morphologische Folgerung ebenso einbüsst, wie wenn man annimmt, dass sie von Blatt zu Blatt ihre Wendung ändert.

Es sind vorwiegend die aufrecht freiwachsenden Axen mit einzelnen nach 3, 4, 5 und mehr Richtungen hinstehenden Blättern, bei denen die Spiralconstruction naturgemäss erscheint, was auch mit den Symmetrieverhältnissen der Pflanzen, die weiter unten besprochen werden sollen, ebensowohl übereinstimmt, wie die Thatsache, dass bei bilateraler Ausbildung zumal kriechender und kletternder Axen oder bei Seitenzweigen die Spiralconstruction naturwidrig ausfällt.

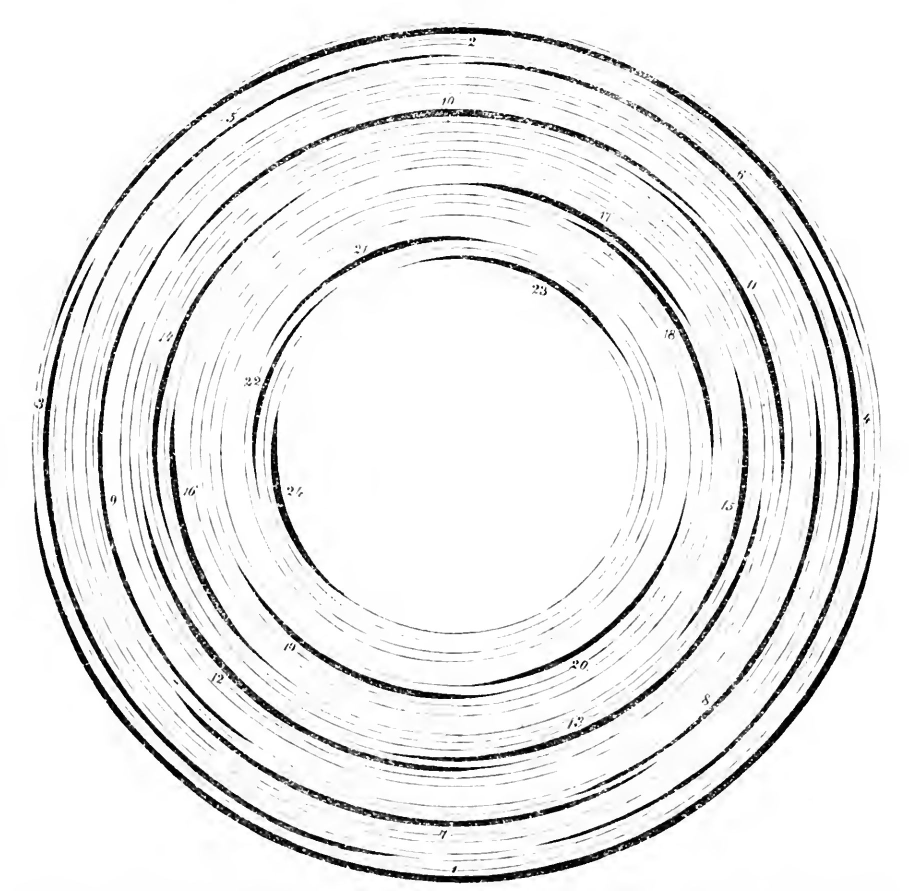



Fig. 151. Diagramm eines Blüthenstengels von Fritillaria imperialis, die Divergenzen der ersten 24 Laubblätter zeigend; die relative Länge der Internodien ist durch die mehr oder minder grossen Abstände zwischen den Kreisen angedeutet.

In den Fällen, wo die Spiralconstruction naturgemäss, d. h. in einfachster, zwangloser Weise die Stellungsverhältnisse veranschaulichend, anwendbar ist, können noch zwei Fälle unterschieden werden, je nachdem die Divergenzen sehr ungleich sind und sprungweise wechseln oder unter sich beinahe oder ganz gleich

sind oder doch nur nach und nach sich ändern. Im ersten Fall erscheinen die Glieder ungeordnet, unregelmässig, wie die Laubblätter am Stamm von Fritillaria imperialis (Fig. 151), die Blüthen an der Traubenspindel von Triglochia palustre und manchen Dicotylen. Bei sprungweisem Wechsel der Divergenzen an derselben Axe kann es auch vorkommen, dass es naturgemässer erscheint, die Blattstellung durch zwei homodrome Spiralen statt durch eine zu versinnlichen, wie bei vielen Aloëarten, deren Sprosse mit zweireihigen Blättern beginnen, um dann zu complicirten Divergenzen überzugehen, die endlich zu allseitig ausstrahlenden Blattrosetten hinführen. So ist es z. B. bei Aloë ciliaris, latifolia, brachyphylla, lingua, nigricans und serra. Fig 152 zeigt den Querschnitt eines Sprosses der letztgenannten Art: die ersten 6 Blätter sind genau zweireihig alternirend mit constanter Divergenz $^1/_2$ angeordnet: mit dem 7. Blatt wird diese Anordnung plötzlich geändert, statt über 5 stellt es sich zwischen 5 und 6; das 8. Blatt aber zeigt zu 7 die Divergenz $^1/_2$; das 9. Blatt aber ändert die Divergenz von Neuem, statt über 7 stellt es sich zwischen 7 und 6: das 10. Blatt weicht wieder um $^1/_2$ von 9 ab: und in dieser Weise geht es fort. Die Blätter 7 bis 15 sind offenbar paarweise geordnet, die Paare sind (7, 8) (9, 10) (11, 12) (13, 14); jedes Paar besteht aus zwei alternirenden (nicht gegenständigen) Blättern, deren Divergenz gleich $^1/_2$ ist, die Paare selbst aber divergiren um kleinere Bruchtheile unter sich. Wollte man hier nun alle Blätter von 1 bis 15 durch eine genetische Spirale verbinden, so wird man innerhalb derselben einen sprungweisen Wechsel der Divergenzen bekommen; einfacher und anschaulicher wird das Stellungsverhältniss aber offenbar, wenn man der bilateralen Anlage des Sprosses Rechnung tragend zwei Spiralen construirt, deren jede von einer der ursprünglichen Orthostichen anhebt und diese sozusagen in Spiralwindungen fortsetzt; die eine enthält alle Blätter mit gerader Nummer, die andere die ungeraden Nummern; beide sind homodrom, sie laufen in derselben Richtung um den Stamm; die bilaterale Anlage des Sprosses lässt sich also in dieser Weise bis in die nach allen Seiten ausstrahlende Blattrosette der älteren Sprosse hinein verfolgen. Aehnliche Verhältnisse scheinen bei Dracaenen und manchen Aroideen aufzutreten. Auf den ersten Blick erscheinen solche Stellungsverhältnisse wie zweizeilige, die durch Drehung des Stammes verändert worden sind.

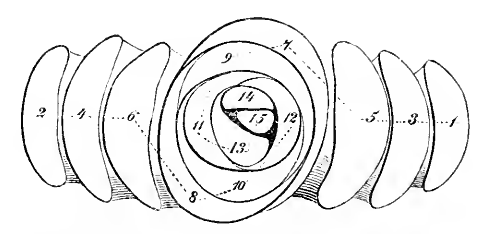


Fig. 152. Querschnitt eines Sprosses von Aloë serra.

Wenden wir uns nun schliesslich zu den Fällen, welche früher offenbar vorwiegend zu der unrichtigen Annahme Anlass gegeben haben, dass das Grundgesetz der Blattstellung eine überall spiralige Anordnung sei, so finden wir die Blätter einzeln gestellt, die Divergenzen derselben einander fast oder ganz gleich, oder nach und nach in andere Werthe übergehend, wie es dem oben genannten zweiten Fall der spiraligen Stellung entspricht. In solchen Fällen giebt die Spiralconstruction einen einfachen Ausdruck des Stellungsgesetzes; es kommt dann nur darauf an, die constante Divergenz zu nennen; je nachdem dieselbe $^1/_3$, $^1/_4$, $^1/_5$, $^2/_5$, $^3/_8$ u. s. w. ist, nennt man das Stellungsverhältniss einfach eine

$^1/_3$-Stellung, $^1/_4$-Stellung, $^1/_5$-Stellung u. s. w. Uebrigens pflegt auch in diesen Fällen die Constanz der Divergenz nicht bei allen Gliedern einer Axe auszuhalten; Sprosse, welche zahlreiche Blätter bilden, beginnen meist mit einfacheren Stellungen wie $^1/_2$, um später zu complicirteren überzugehen, wobei eine Stellung für complicirter gilt, wenn Zähler und Nenner des Divergenzbruches grösser werden. — Sind bei einzeln gestellten Seitengliedern mit schraubiger oder spiraliger Anordnung die Divergenzen unter sich gleich, so stehen sie auch gleichzeitig in geraden Reihen, deren Zahl durch den Nenner des Divergenzbruches angegeben ist; beträgt die constante Divergenz z. B. $^3/_8$, wie in Fig. 153, so sind acht Orthostichen vorhanden, das 9. Glied steht dann in derselben Mediane mit dem 1., das 10. Glied mit dem 2., das 11. mit dem 3. u. s. w.; bei einer $^2/_5$-Stellung steht ebenso das 6. Glied über dem 1., das 7. über dem 2. u. s. w. In manchen Fällen werden die Orthostichen sehr augenfällig, wie z. B. bei den Cacteen mit vorspringenden Kanten, wo diese den Orthostichen der spiralig angeordneten Blätter, die hier aber meist unentwickelt bleiben, entsprechen. Auch bei quirlständigen Blättern treten die geraden Reihen meist auffallend zu Tage, wenn man den Spross von oben betrachtet, wie z. B. bei den decussirten zweigliedrigen Quirlen von Euphorbia Lathyris und der cactusähnlichen Euphorbia canariensis.

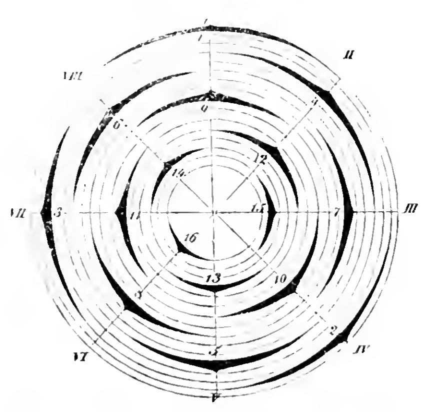


Fig. 153. Diagramm eines Sprosses mit constanter $^3/_8$-Stellung der Blätter.

Stehen die Glieder eines spiraligen Stellungsverhältnisses mit constanter Divergenz nahe genug beisammen, so bemerkt man leicht schraubige oder spiralige Anordnungen, von denen sich die einen nach links, die anderen nach rechts hin verfolgen lassen, und durch welche die genetische Spirale mehr oder minder verdeckt wird; diese Reihen nennt man die Parastichen; besonders deutlich sind sie bei den Zapfen der Pinusarten, den Blattrosetten der Crassulaceen, den Blüthen der Sonnenrose und anderer Compositen und an den Kolben der Aroideen. Sie lassen sich bei jedem spiraligen Stellungsverhältniss mit constanter Divergenz nachweisen und in dem Diagramm desselben, oder wenn man es auf einer abgewickelten Cylinderfläche verzeichnet, jederzeit zur Anschauung bringen. Die Betrachtung dieser Constructionen ergiebt auch bestimmte geometrische Regeln, nach denen sich aus den Parastichen die genetische Spirale leicht ableiten lässt[1].

Es leuchtet ein, dass die bisher erwähnten Constructionen nur mehr oder weniger zweckmässige Hilfsmittel zur Orientirung in den vorkommenden Stellungsverhältnissen sein können. Um aber mit Hülfe derselben einen tieferen Einblick in die Wachsthumsvorgänge selbst, deren Folgen die Stellungsverhältnisse sind, zu gewinnen, ist es nöthig, die Entwickelungsgeschichte zu verfolgen

1) Da das Verfahren nur für den von Werth ist, der sich selbstforschend mit Stellungsverhältnissen beschäftigt, so verweise ich auf die ausführliche Darstellung Hofmeister's: Allgem. Morphologie, § 9.

und sich in jedem einzelnen Fall die Frage vorzulegen, welche Umstände es bewirken, dass ein neues Glied gerade hier und nicht anderswo entsteht. Es mögen hier sogleich einige der Momente, welche in diesem Sinne zu beachten sind, hervorgehoben werden.

1) Vor Allem handelt es sich immer um die Feststellung der zeitlichen Reihenfolge in der Entstehung der seitlichen Glieder.

2) Es ist nicht blos auf die seitliche Abweichung oder Divergenz, sondern auch auf die longitudinale Entfernung zu achten, in welcher ein neues Glied am Vegetationspunct über den letztvorhergehenden Gliedern auftritt. Gewöhnlich sind die longitudinalen Entfernungen der jüngsten Seitengebilde eines Vegetationspunctes unter sich sehr gering, nicht selten ist ein zwischen ihnen liegender freier Raum an demselben gar nicht wahrnehmbar, die Insertionsflächen jüngster Glieder berühren sich, und dieser Umstand kann einerseits den Ort, wo ein nächstes Glied entstehen soll, mit bestimmen, andererseits aber bei fortschreitender Entwickelung der Axe mit ihren dichtgedrängten Seitengliedern zu Druck und Zerrung Anlass geben, wodurch die ursprüngliche Anordnung verändert wird.




Fig. 154. Schematische Darstellung der Orthostichen einer $^1/_3$-Stellung. *A* vor und *B* nach der Drehung des Stammes. Jede Orthostiche *I, II, III*, ist durch eine Doppellinie (Streifen) markirt, die genetische Schraubenlinie ist einfach; wo sie die Orthostiche kreuzt, sind die Blattinsertionen durch Zahlen verzeichnet.

3) So wie durch das Längenwachsthum der gemeinsamen Axe anfangs dichtgedrängte Glieder weit aus einander gerückt werden, andere aber bei geringerem Längenwachsthum einen dichten Stand behalten, so dass eine gleichmässige Gruppirung oder verschiedene Vertheilung zu Stande kommt (Blattrosetten und Blüthenstengel der Crassulaceen, Agaven, Aloë u. s. w.), so wird auch nicht selten der Divergenzwinkel dadurch verändert, dass das Axengebilde auf einer Seite stärker in die Dicke wächst als auf der andern, noch häufiger aber durch Drehung desselben um seine eigene Wachsthumsaxe; durch solche Torsionen können seitliche Glieder, die anfangs streng gradreihig angeordnet waren, derart verschoben werden, dass die Orthostichen schraubig um die Axe gewunden erscheinen; so ist es z. B. bei den Wurzelsystemen der Farne, Equiseten und Rhizocarpeen nach Nägeli und Leitgeb, ebenso bei der dreizeiligen Blattstellung des Mooses Fontinalis antipyretica (nach Leitgeb); das auffallendste Beispiel liefert aber der Stamm von Pandanus utilis; die zahlreichen und schon weit entwickelten Blätter der Knospe stehen, wie der Querschnitt zeigt, in drei vollkommen geraden Reihen nach $^1/_3$; mit zunehmender Entwickelung des Stammes erleidet dieser aber eine so starke Torsion, dass die drei Orthostichen in drei stark gewundene Schraubenlinien übergehen, die den

Stamm umlaufen. — In diesen und ähnlichen Fällen ist die Veränderung der Stellungsverhältnisse durch Drehung des Axengebildes leicht und sicher zu constatiren. Wenn aber die Verhältnisse am Scheitel des Axengebildes derartig sind, dass man in der Scheitelansicht von oben die Divergenz nicht genau zu bestimmen im Stande ist, so bleibt man im Ungewissen, ob die Stellung der fertigen Glieder eine unveränderte oder durch seitliche Verschiebung und Drehung der Axe alterirte ist; es würde z. B. eine Verschiebung um 9 Bogengrade des Axenumfanges genügen, um die Divergenz $^2/_5$ in $^3/_8$ übergehen zu lassen, eine solche von $1,3^0$ verwandelt die Divergenz $^5/_{13}$ in $^8/_{21}$. Bei sehr complicirten Stellungsverhältnissen, wo die Zahl der Längsreihen eine sehr grosse ist, sind äusserst geringe, kaum noch messbare Verschiebungen hinreichend, um die ursprüngliche Anordnung zu verwischen, ganz andere Parastichensysteme hervortreten zu lassen. Diese Bemerkung ist insofern von Interesse, als sie es fraglich erscheinen lässt, ob gewisse complicirte Stellungsverhältnisse überhaupt jemals der ursprünglichen Anordnung der Glieder angehören.

4) Es ist zu beachten, ob die Stellung neuentstehender Glieder oder deren spätere Veränderung irgend eine Beziehung zu der Richtung der Schwerkraft, des einfallenden Lichtes oder eines von aussen einwirkenden Druckes erkennen lässt[1]. Bezüglich der Schwerkraft tritt eine solche Beziehung darin hervor, dass vorwiegend aufrechte Hauptsprosse allseitig ausstrahlende Blätter bilden, während solche mit entschieden horizontalem Wuchs, bei denen sich eine bewurzelte Bauchseite von der Rückseite unterscheidet, meist zweireihige Anordnung der Blätter auf letzterer zeigen oder doch eine solche, die durch eine senkrecht den Stamm längstheilende Ebene in ähnliche Hälften getheilt wird (Salvinia, Marsilia, Polypodium aureum, Pteris aquilina u. a.). Die zweireihig beblätterten horizontalen Seitenaxen an mehrreihig beblätterten senkrechten Hauptsprossen (wie bei Prunus laurocerasus, Castanea vesca, Corylus u. a.) lassen eine derartige Beziehung weniger deutlich hervortreten, weil hier ein Einfluss der Hauptaxe auf die Seitenaxe unabhängig von der Schwerkraft zu vermuthen ist, wie die Stellung der Blätter in den Seitenknospen vor der Entfaltung zeigt (vergl. die Fig. in § 27).

5) Es ist ferner zu berücksichtigen, ob der ersten Anlage seitlicher Glieder entwickelungsgeschichtliche Momente vorausgehen, welche den Entstehungsort mit bestimmen; so sind z. B. die Entstehungsorte der Seitenwurzeln an die Aussenseite der Fibrovasalstränge gebunden, durch deren Verlauf ihre Reihenanordnung gegeben ist, die aber ihrerseits noch gestattet, dass die Seitenwurzeln unter sich in Quirlen oder spiralig angeordnet sind. Hier ist die Anordnung in Längsreihen offenbar das Allgemeine und Primäre, die Divergenzen und longitudinalen Entfernungen etwas Secundäres, das durch besondere Nebenumstände bestimmt wird. — Für den Ort eines Seitensprosses ist dagegen im Allgemeinen seine Beziehung zum nächsten Blatt das primär Bestimmende, insofern er unter, neben oder über dessen Mediane entsteht; Momente von secundärer Bedeutung sind es dann, ob an jedem Blatt oder nur an bestimmten Blättern einer Axe

1) Hofmeister (allgem. Morphologie, § 23, 24) hat eine Reihe von Thatsachen zusammengestellt, welche derartige Beziehungen erkennen lassen; bezüglich einzelner Thatsachen sowohl wie in Betreff der dort gegebenen Interpretation bin ich aber vielfach anderer Meinung, deren Begründung hier zu weit führen würde. (Vergl. übrigens unten § 27.)

Seitensprosse auftreten u. s. w. Die Blattstellung am Seitenspross kann ihrerseits von der des Hauptsprosses abweichen, weil das Wachsthum des letzteren ihn mit beeinflusst, so z. B. bei Seitensprossen mit zweireihiger Blattstellung an Hauptsprossen mit mehrreihiger Anordnung; unter diesen Gesichtspunct fällt auch die bilaterale Verzweigung der Blätter, mag der Stamm selbst bilateral oder multilateral sein. Auch der Umfang des Vegetationspunctes und die davon abhängige Dicke des Axengebildes kann maassgebend für die Zahl der Reihen seitlicher Gebilde werden; so bringen dickere Mutterwurzeln meist 3 oder mehr Reihen von Nebenwurzeln hervor, während dünnere nur zwei oder doch wenige Reihen als jene bilden; so z. B. die Wurzeln der Kryptogamen (nach Nägeli und Leitgeb); die dicken Hauptwurzeln von Zea, Phaseolus, Pisum, Quercus u. s. w. bilden 3, 4, 5, 6 und mehr Orthostichen von Seitenwurzeln, die ihrerseits viel dünner sind und weniger Orthostichen produziren. Aehnlich ist es nicht selten bei der Blattbildung an Stämmen; nimmt der Umfang des Vegetationspunctes zu, so werden die Blätter mehrreihig, wie bei vielen erstarkenden Keimpflanzen von Dicotylen, Palmen, bei Aspidium filix mas u. a., am auffallendsten zeigen dies die vielreihigen Blüthenköpfe der Sonnenrose auf dem vierreihigen Laubblattstamme, wo bei Anlegung des Kopfes der Umfang des Vegetationspunctes plötzlich stark zunimmt (Fig. 126); aber auch umgekehrt nimmt die Reihenzahl der Blätter ab, wenn der Umfang des fortwachsenden Stammendes bei stärkerer Verlängerung abnimmt, dies zeigen z. B. die wenigreihigen dünnen und langen Blüthenstengel, welche aus den vielstrahligen Blattrosetten der Aloëarten, Escheverien u. s. w. hervortreten. — Nimmt die Insertion der Blätter oder Sprosse schon frühzeitig einen grossen Theil des Umfangs am Vegetationspunct ein, so bilden sie nur wenige Blattreihen; sind die Insertionsflächen relativ klein, so steigert sich die Zahl der Reihen an der Axe, wie z. B. die vielreihigen kleinen Blüthen am Kolben der Aroideen, an den Trauben der Trifolien u. s. w. zeigen, deren Blätter mit stengelumfassender oder doch breiter Blattinsertion wenigreihig sind. — Hofmeister [1]), dem wir die Eröffnung dieses wichtigen Gesichtspuncts für die Blattstellungslehre verdanken, stellt als sehr allgemeine Regel den Satz hin, dass neue seitliche Sprossungen über der Mitte der weitesten Lücke entstehen, welche die Insertionen der nächstbenachbarten älteren Glieder gleicher Art zwischen sich am Umfang des Vegetationspunets übrig lassen; die Giltigkeit der Regel tritt besonders bei der Aufeinanderfolge alternirender Quirle (zumal der rechtwinkelig gekreuzten Paare), alternirender einzelnstehender Blätter mit frühzeitig in die Breite wachsender Basis von Phanerogamen mit kleinzelligem Vegetationskegel hervor; wo dagegen eine entschiedene Bilateralität horizontal wachsender Axen, (wie bei Pteris aquilina, Salvinia und Marsilia) oder bestimmte Beziehungen der Blattbildung zur Segmentirung einer Scheitelzelle (wie bei den Moosen) oder entschieden succedane Bildung der Glieder innerhalb eines Quirls (wie bei Chara, Salvinia, Blüthe von Reseda u. s. w.) sich geltend macht, da tritt, wie ich glaube, die mecha-

1) Allgem. Morphologie § 41, wo bestimmte Fälle ausführlich behandelt sind; diese Abhandlung ist unzweifelhaft das Bedeutendste, was bis jetzt über Blattstellung geschrieben wurde; trotzdem weiche ich in meiner Darstellung, die sich bei der gebotenen Kürze fast nur auf Andeutungen beschränkt, von Hofmeister's Ansichten selbst in Puncten von principieller Bedeutung ab.

nische Bedeutung jener Regel doch zurück hinter die anderen Ursachen, welche den Ort der neuzubildenden Glieder dann vorwiegend bestimmen. Ganz abgesehen von den unter 1—4 hervorgehobenen Gesichtspuncten zeigen schon die hier unter 5 angedeuteten genetischen Beziehungen, dass eine einzige, alle Fälle beherrschende Regel der Stellungsverhaltnisse kaum aufzufinden sein dürfte; je nach Umständen werden Ursachen, die ganz verschiedenen Kategorien angehören, den Entstehungsort eines neuen Gliedes vorwiegend bestimmen.

6) Als einen Satz von principieller Bedeutung betrachte ich es, dass gleiche oder sehr ähnliche Stellungsverhaltnisse durch sehr verschiedene Combinationen von Ursachen, anscheinend sehr verschiedene Stellungen aber durch sehr ähnliche Combinationen von Ursachen hervorgerufen werden können: wobei ich unter Ursachen die vorausgehenden Entwickelungsverhältnisse der Axe und ihrer Seitenglieder, den Einfluss der Mutteraxen auf Tochteraxen, den Einfluss von Druck, Schwere, Licht u. dgl. verstehe. — Am klarsten tritt die Giltigkeit des Satzes hervor, wenn man beachtet, dass dieselben oder ähnliche Divergenzen von Blättern oder seitlichen Sprossungen überhaupt auftreten können an einzelligen Pflanzen, vielzelligen mit dominirender Scheitelzelle und an solchen, wo der Vegetationspunct aus einem kleinzelligen Gewebe, ohne bestimmte Beziehung zu der Segmentation einer Scheitelzelle, besteht, wie bei den Phanerogamen. Unzweifelhaft muss die Mechanik der Wachsthumsvorgänge eine andere sein, wenn die Seitenzweige eines Vaucherienschlauchs zweireihig sich bilden, oder wenn die beiden Blattreihen eines Fissidens oder die eines Grases in gleicher oder ähnlicher Stellung erzeugt werden, wo die Zellwände im Urmeristem eine Mannigfaltigkeit von Ursachen und Hindernissen des Wachsthums repräsentiren. Die gleichartige Stellung der Auswüchse unter so verschiedenen Verhältnissen beweist nicht, dass die Verhältnisse selbst gleichartig oder irrelevant sind, sondern nur, dass ganz verschiedene Combinationen von Ursachen zu sehr ähnlichen Stellungsverhältnissen führen können. Bei den Muscineen und Gefässkryptogamen tritt die Beziehung der Blattbildung zur Segmentirung der Scheitelzelle um so deutlicher hervor, je näher am Scheitel die Blätter angelegt werden; am deutlichsten bei den Moosen, wo jedes Segment unmittelbar nach seiner Entstehung und vor weiterer Zelltheilung zu einer blattbildenden Protuberanz auswächst. Hier ist die nächste Bedingung der Blattstellung die Stellung der blattbildenden Segmente selbst; werden diese letzteren in zwei alternirenden Längsreihen gebildet, wie bei Fissidens[1], so entstehen zwei Orthostichen alternirender Blätter mit der Divergenz $^1/_2$; ist die Segmentation der Scheitelzelle dreireihig, so dass jede neue Theilungswand der Scheitelzelle parallel ist der viertletzten Theilungswand, wie bei Fontinalis, so entstehen drei Reihen von Blättern nach der constanten Divergenz $^1/_3$ schraubig geordnet: ist die Scheitelzelle zwar dreiseitig pyramidal, entstehen aber die neuen Wände in ihr nicht parallel den schon gebildeten, sondern schief zu ihnen, so dass sämmtliche Segmente z. B. auf der anodischen Seite breiter sind als auf der kathodischen, so liegen die Segmente nicht mehr in drei geraden Reihen, sondern man erkennt entweder drei Spiralen oder nur eine, welche die Stammaxe umkreisen; da auch in diesem Fall, z. B. bei Polytrichum, Catharinea, Sphagnum[2],

1) Lorentz: Moosstudien. Leipzig 1864.

2) Vergl. die ausgezeichnete Darstellung Leitgeb's für Sphagnum im Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss. Wien 1869, Märzheft.

jedes Segment zu einem Blatt auswächst, so entstehen schraubig geordnete Blätter nach Divergenzen, die von der Schiefe der Hauptwände der Segmente unter sich bedingt sind[1]. Diese Erscheinungen zeigen offenbar, dass, wenn jedes Segment ein Blatt erzeugt, die Blattstellung von der Art, wie die neuen Hauptwände der Segmente auftreten, abhängt; da nun aber die Richtung, in welcher die Segmentirung der Scheitelzelle erfolgt, selbst wieder von Ursachen abhängt, die wir einstweilen nicht kennen, so muss auch die Blattstellung schliesslich auf die Ursachen zurückgeführt werden. — In gewissen Fällen lässt sich eine Ursache angeben, warum bei gleichartiger Segmentirung der Scheitelzelle doch verschiedene Stellungen der Blattanlagen zu Stande kommen. Die Segmente der Scheitelzelle liegen bei Fontinalis ebenso wie bei Equisetum in drei geraden Reihen; dort aber stehen die einzelnen Blätter gradreihig und spiralig mit der constanten Divergenz $1/3$, bei Equisetum entstehen dagegen alternirende Quirle scheidig verwachsener Blätter, weil hier, wie Rees gezeigt hat[2], die anfänglich spiralig geordneten drei Segmente je eines Umlaufs durch ungleichmässiges Wachsthum sich in eine Querzone stellen, aus welcher zunächst ein Ringwulst hervorwächst, auf dem dann die Scheidenzähne hervorsprossen. Durch das ungleichmässige Wachsthum der Segmente, dessen Ursachen zunächst unbekannt sind, werden noch weitere Verschiedenheiten, im Vergleich mit Fontinalis, eingeleitet, in deren Folge die Quirle selbst nicht superponirt (wie sie es sein könnten), sondern alternirend sich ausbilden. — Vergleicht man damit die Vorgänge bei Marsilia, wie sie Hanstein beschrieben hat[3], so zeigt sich, dass die Segmentirung der Stammscheitelzelle mit der von Fontinalis und Equisetum in der Hauptsache übereinstimmt, sie ist dreireihig nach $1/3$ Divergenz; wie bei Fontinalis entstehen die Blätter durch Vorwölbung der Segmentzellen; allein die Blätter sind hier nicht dreireihig, wie bei Fontinalis, und nicht quirlig, wie bei Equisetum, sondern zweireihig geordnet; die nächste Ursache ist darin zu suchen, dass der Stamm sammt seinem Vegetationspunct horizontal liegt; er hat eine Ober- oder Rückenseite und eine Unter- oder Bauchseite; die Segmente der Scheitelzelle bilden zwei rückenständige Reihen und eine auf der Bauchseite; nur jene erzeugen Blätter, diese Wurzeln. Vielleicht ist hier die horizontale Lage des Stammes und seiner bilateralen Ausbildung die Ursache davon, dass nur die Oberseite Blätter bildet, und da dort die Segmente zweireihig liegen, giebt es zwei Blattreihen, deren Blätter durch eine Zickzacklinie verbunden gedacht werden können. Ein weiteres Moment der Verschiedenheit gegenüber Fontinalis und Equisetum tritt nun aber noch dadurch auf, dass bei Marsilia nicht jedes Segment der beiden Rückenreihen je ein Blatt bildet, sondern es bleiben bestimmte Segmente (nach Hanstein) steril, sie bilden die Internodien, die bei Fontinalis und Equisetum ursprünglich fehlen und erst durch weitere Differenzirung und intercalares Wachsthum später entstehen. — Aehnlich wie bei Fissidens entstehen auch bei Pteris aquilina und bei Salvinia die

---

1) Vergl. Hofmeister, allgem. Morphologie, p. 494, und Müller, Bot. Zeitung 1869, eine allgem. morpholog. Studie, Taf. IX, Fig. 24. In solchen Fällen kann man in der That das Verhalten der Scheitelzelle so auffassen, als ob sie um ihre Axe rotire, wie ich es in der ersten Aufl. gethan habe; jedoch scheint mir die dortige Darstellung für den Anfänger heute nicht mehr geeignet.

2) Rees, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. VI, p. 216.

3) J. Hanstein im Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. IV, p. 252.

Segmente der Stammscheitelzelle zweireihig; die Blattstellung ist aber in allen Fällen sehr verschieden; der Unterschied des Wachsthums macht sich zunächst in der entschieden horizontalen Lage der Stämme der letztgenannten Pflanzen geltend, ebenso sehr aber durch den Umstand, dass hier die Segmente selbst noch ein starkes Dicken- und Längenwachsthum und Theilungen erfahren, bevor die Blattanlagen auftreten, es sind nicht die eben entstandenen Segmentzellen, sondern bestimmte Theilungsproducte derselben, weit abliegend von dem Stammscheitel, aus denen die Blattanlagen hervortreten; dies ist bei Pteris und Salvinia gemeinsam; aber in den Theilungen der Segmente und im gesammten Wachsthum des Stammes treten bei beiden namhafte Unterschiede auf, und Pteris aquilina bildet an seinen unterirdischen dicken horizontalen Sprossen zwei fast rückenständige Blattreihen alternirend, Salvinia aber an seinen auf Wasser schwimmenden dünnen Sprossen alternirende Quirle, deren Glieder eine sehr eigenthümliche, der Bilateralität und dem horizontalen Wuchs entsprechende Entstehungsfolge zeigen.

Die genetischen Momente, welche für die Blattstellung der Kryptogamen durch die Segmentirung der Scheitelzelle und das fernere Verhalten der Segmente anschaulich werden, fehlen bei den Phanerogamen, wo die Blätter aus einem kleinzelligen Vegetationskegel hervorsprossen, dessen Gewebe sich wie eine fast homogene plastische Masse verhält. Hier können die nächsten Ursachen, welche den Ort eines neuauftretenden Blattes oder Sprosses bestimmen, nicht mehr schrittweise auf das Verhalten einer Scheitelzelle zurückverfolgt werden; die nächsten sichtbaren Ursachen liegen hier vielmehr in der Stellung schon vorhandener Blätter, in ihrem Breitenwachsthum, in der Form und dem Umfang des Vegetationskegels, in der Neigung desselben gegen die Vertikale und seiner Beziehung zu der Grösse des Muttersprosses u. s. w.; Verhältnisse, die, wie schon unter 5) erwähnt wurde, von Hofmeister ausführlich besprochen sind. Die dort hervorgehobene Regel, dass seitliche Sprossen über der Mitte der grössten Lücke entstehen, welche die jüngsten benachbarten Sprossungen übrig lassen, enthält ein ursächliches Moment für die Bestimmung des Entstehungsortes neuer Glieder und kann sogar auf die ersten Blätter seitlicher Sprosse übertragen werden, die zu dem Mutterblatt oder Stützblatt gewöhnlich eine bestimmte Beziehung zeigen: bei den Monocotylen nämlich pflegt das erste Blatt eines Axelsprosses auf der Hinterseite desselben, d. h. der Mutteraxe zugekehrt, zu stehen, bei den Dicotylen beginnt der Axelspross dagegen gewöhnlich mit zwei Blättern, welche rechts und links von der Mediane des Mutterblattes stehen, also in die freien, dem Druck am wenigsten ausgesetzten Räume fallen, die zwischen Mutterblatt und Abstammungsaxe liegen.

Wie schon diese kurzen Andeutungen zeigen, kann die Forschung bezüglich der Stellungsverhältnisse für jetzt nicht viel mehr thun, als in jedem einzelnen Fall die vorausgehenden und begleitenden Erscheinungen, sowie diejenigen Kräfte, welche durch ihre Richtung einen Einfluss auf den Entstehungsort eines Organs üben können, aufsuchen, und wenn dies in einer hinreichenden Zahl von Fällen geschehen ist, durch Vergleichung allgemeinere Regeln aufstellen. Hier, wie bei allen anderen Forschungen an Organismen, tritt uns aber immer in erster Linie ein Moment von grosser Bedeutung entgegen, welches die nächsten Anhaltspuncte liefert; es liegt dies in dem Complexe von Eigenschaften, welche den

Charakter der natürlichen Gruppe, Klasse, Ordnung bestimmen. Dadurch dass eine Pflanze sich als Mitglied einer bestimmten Klasse, z. B. der Moose, Farne, Equiseten, Rhizocarpeen oder Phanerogamen u. s. w. zu erkennen giebt, ist ihr eine Summe von Eigenschaften zugesprochen, die als solche in Rechnung zu ziehen ist. Beachtet man zumal die durch die Descendenztheorie eröffneten Gesichtspuncte, so tritt in dem Gesetz der Erblichkeit und der zweckmässigen Ausstattung der Organe mit bestimmten Eigenschaften die Schwierigkeit, ja Unmöglichkeit hervor, die Ursachen irgend einer morphologischen Erscheinung anders als historisch darzulegen; die organischen Formen sind nicht das Resultat einmal gegebener Combinationen von Kräften und Stoffen, die immer wieder genau in derselben Weise zur Geltung kommen, wie bei einem sich lösenden und dann wieder anschiessenden Krystall, sondern sie sind das Resultat erblich sich wiederholender und zugleich veränderlicher Combinationen, die zu ihrem Verständniss auf Vergangenes, nicht mehr unmittelbar Gegebenes hinweisen.

Bei der Charakteristik der Klassen im II. Buch wird sich vielfach Gelegenheit bieten, Stellungsverhältnisse im Einzelnen genauer zu betrachten; zur Vorbereitung wird das oben Gesagte genügen. Nachträglich mögen hier noch einige Bemerkungen über die Spiraltheorie in der Lehre von der Blattstellung Raum finden. Schon das im Text Mitgetheilte zeigt, dass die von der Spiraltheorie verlangte und angewendete Construction in manchen Fällen nicht durchführbar, in anderen willkürlich und ohne Beziehung zur Entwickelungsgeschichte, in manchen Fällen einfach bedeutungslos ist, dass schliesslich nur die Fälle sich der Spiralconstruction ungezwungen darbieten, wo der Spross 3 oder mehr Reihen von Blättern, einzeln und gleichmässig nach allen Richtungen hin vertheilt, bildet. Die Entwickelungsgeschichte weist oft auf ganz andere Constructionen hin, selbst in solchen Fällen, wo die Spirale noch geometrisch möglich ist. Aber auch in solchen Fällen, wo die Verbindung der Blätter nach ihrer Altersfolge durch eine den Stamm immer nach derselben Richtung umlaufende Spirale möglich und selbst für die Anschauung vortheilhaft ist, liegt doch in den entwickelungsgeschichtlichen Verhältnissen kein genügender Grund zu der Annahme, dass wirklich auch das Wachsthum der erzeugenden Axe selbst einer Spirale folge [1].

Mit der Spiraltheorie, die man von der Lehre der Blattstellung wohl zu unterscheiden hat, hängt eine andere, ungemein sonderbare Vorstellungsweise der Divergenzen nahe zusammen. Man glaubte nämlich eine Art von Naturgesetz zu finden, indem man bemerkte, dass einige der am häufigsten vorkommenden constanten Divergenzen $^1/_2$, $^1/_3$, $^2/_5$, $^3/_8$, $^5/_{13}$ und manche seltener vorkommenden wie $^8/_{21}$, $^{13}/_{24}$, $^{21}/_{55}$, $^{55}/_{144}$ u. s. w. [2] sich als Partialwerthe des Kettenbruches $\cfrac{1}{2+\cfrac{1}{1+\cfrac{1}{1.....}}}$ darstellen lassen. Wäre es nun möglich, sämmtliche Blattstellungen ohne Ausnahme auf diese Weise durch einen einzigen Kettenbruch in Verbindung zu setzen, so hätte man wirklich eine Art Naturgesetz, dem freilich jede causale Beziehung fehlt, welches daher wie ein unerklärtes Wunder dastehen würde. So schlimm ist es jedoch nicht; es giebt viele Blattstellungen, die sich jenem Kettenbruch nicht unterordnen; um nun die Methode durchzuführen, construirte man neue Kettenbrüche, z. B. $\cfrac{1}{3+\cfrac{1}{1+\cfrac{1}{1...}}}$ oder $\cfrac{1}{4+\cfrac{1}{1+\cfrac{1}{1.....}}}$ u. s. w., von denen freilich meist nur ein oder zwei Partial-

---

1) Vergl. darüber Hofmeister: bot. Zeitg. 1867. No. 5, 6, 7 und »Allgemeine Morphologie« p. 481.

2) Es ist hierbei zu beachten, dass es ungewiss bleibt, ob so complicirte Divergenzen jemals der ersten Anlage nach vorkommen, oder ob sie nicht überall Folge complicirter Ver-

werthe wirklich als Divergenzen aufzufinden sind. Da man nun für jede Blattstellung, die sich den vorhandenen Kettenbruchen nicht einordnet, sogleich einen neuen construiren kann, so ist es natürlich möglich, alle Blattstellungsdivergenzen nach dieser Methode darzustellen, aber ebenso natürlich ist es, dass damit die Methode selbst jede tiefere Bedeutung verliert; kämen an einer und derselben Sprossaxe oder an einer Axenkette nur solche Divergenzen vor, die als Partialwerthe eines und desselben Kettenbruchs sich darstellen, oder kämen die Werthe eines und desselben Kettenbruches ausschliesslich bei einer Gattung, Familie, Ordnung vor, so wäre auch dann noch die Methode von Werth; das ist aber nicht der Fall. — Da nun ferner eine thatsächliche Beziehung der Methode zur Entwickelungsgeschichte, zur Systematik der Pflanzen, zur Mechanik des Wachsthums trotz der unzähligen Beobachtungen sich nicht herausstellt, so ist es mir schlechterdings unmöglich einzusehen, welchen Werth die Methode für eine tiefere Einsicht in die Stellungsgesetze haben könnte. Aber auch als mnemotechnisches Hilfsmittel scheint sie mir nicht nur überflüssig, sondern auch schädlich, da ihre Anwendung die Aufmerksamkeit von den wichtigen Verhältnissen ablenkt.

§ 27. Wachsthumsrichtungen[1]. 1) An jedem Thallus, Zweig, Stamm, Blatt, Haar und an jeder Wurzel unterscheidet man leicht zwei einander gegenüberliegende Enden, die Basis und den Scheitel. Die Basis bezeichnet den Ort, wo das Glied entstand und zu wachsen begann; der Scheitel liegt nach der Richtung hin, welche das Wachsthum verfolgt. — Die Richtung von der Basis zum Scheitel ist die Längsrichtung des betreffenden Gliedes. Ein in dieser Richtung geführter Schnitt oder eine in ihr gedachte Ebene heisst ein Längsschnitt. — Senkrecht auf der Längsrichtung steht die Querrichtung, senkrecht auf dem Längsschnitt der Querschnitt des Gliedes.

2) In jedem Querschnitt eines Gliedes findet sich ein Punct, um welchen sich die innere Structur und die äusseren Umrisse so anordnen, dass er als organischer Mittelpunct des Querschnitts betrachtet werden muss: jede von diesem Punct aus nach einem Punct der Peripherie gezogene Linie ist ein Radius; jedes kleinere Flächenstück des Querschnitts zeigt in seiner Structur eine der Peripherie und eine diesem Centrum zugekehrte Seite, die gewöhnlich verschieden ausgebildet sind und sich von den Seiten unterscheiden, welche verschiedenen Radien zugekehrt sind: Verhältnisse, die zumal am Querschnitt verholzter Stämme und an allen Wurzeln leicht zu erkennen, aber auch in allen anderen Fällen, selbst bei einzelligen Pflanzen und Haaren leicht zu ermitteln sind. Der organische Mittelpunct des Querschnitts braucht nicht mit dem geometrischen Mittelpunct zusammenzufallen und thut es gewöhnlich auch nicht, wie die Querschnitte der meisten Blattstiele und horizontalen Zweige mit »excentrischem« Mark leicht erkennen lassen.

3) Denkt man sich die organischen Mittelpuncte sämmtlicher Querschnitte eines Gliedes durch eine Linie verbunden, so ist dies die Längsaxe oder Wachsthumsaxe des Gliedes. Die Wachsthumsaxe kann eine grade oder eine krumme Linie sein; sie kann an den jüngeren Theilen (näher der Spitze) krumm sein und bei weiterer Entwickelung (weiter rückwärts von der Spitze)

schiebungen sind, worüber die directe Beobachtung der Vegetationspuncte gerade in diesen Fällen keinen sicheren Aufschluss giebt.

1) H. v. Mohl: Ueber die Symmetrie der Pflanzen in seinen Vermischten Schriften, 1846. — Wichura: Flora 1844, p. 161 ff. — Hofmeister: Allgemeine Morphologie. Leipzig 1868, § 1 und § 23, 24. — Pfeffer: Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg 1874, p. 77.

gerade werden (Salvinia, Utricularia) oder umgekehrt. — Eine Ebene, welche durch das Glied so gelegt wird, dass sie die Axe enthält, heisst ein a x i l e r L ä n g s- s c h n i t t. Ist die Axe in einer Ebene gekrümmt, so fällt diese mit einem axilen Längsschnitt zusammen; ist die Axe gerade, so sind zahlreiche oder unendlich viele axile Längsschnitte möglich.

Das Wachsthum in Richtung der Längsaxe ist gewöhnlich intensiver (rascher) und dauert auch meist länger als in den Querrichtungen, wie die meisten Stämme (Halme, Blüthenstengel, Schäfte, Palmenstämme), langen Blätter, alle Wurzeln, die meisten Haare und Thallome deutlich zeigen. Für die allgemeine Begriffsbestimmung ist dieses Merkmal aber nicht brauchbar; es giebt nämlich Fälle, wo es fraglich scheint, ob das Wachsthum in Richtung der Längsaxe dauernder oder intensiver ist als in den radialen Richtungen, so z. B. am Stamm von Isoëtes, am Prothallium mancher Polypodiaceen. Das Merkmal ist aber auch überflüssig für die Bestimmung der Längsaxe, denn man erkennt ihre Richtung immer aus der Lage der Basis und Spitze eines Gliedes, und ihre Lage im Querschnitt (der organische Mittelpunct) ist aufzufinden, ohne dass man über die Wachsthumsverhältnisse sonst etwas kennt; man ist immer im Stande, auch ohne über Dauer und Intensität des Wachsthums unterrichtet zu sein, zu bestimmen, was Längs- und was Querschnitt eines Gliedes ist, ja man kann dies an einem sehr kleinen Bruchstück desselben bestimmen; an einer Mamillaria, einem Melocactus oder Cereus ist es ebenso leicht, in früher Jugend, wo die Cacteen nicht selten ebenso dick als lang sind, wie später, wo sie viel länger als dick sind, die Längsaxe des Wachsthums zu bestimmen; ebenso ist es bei dem sogen. Zwiebelkuchen, bei manchen Knollen (Crocus) und Früchten (z. B. manchen Kürbissen, deren Querdurchmesser viel länger ist, als ihre Längsaxe).

Das Wachsthum der Wurzeln und Stämme in Richtung der Längsaxe ist meist unbegrenzt, das der Blätter und Haare meist begrenzt; doch kommen auch die umgekehrten Verhältnisse vor. Ist das Wachsthum unbegrenzt, so pflegen sich die Verhältnisse längs der Axe beständig zu wiederholen, die sich nach und nach bildenden Querabschnitte sind unter sich ähnlich, die daraus hervorsprossenden Seitenglieder (Zweige, Blätter, Seitenwurzeln u. s. w.) sind gleichartig, oder sie zeigen einen sich wiederholenden Wechsel ihrer Ausbildung; so z. B. bei Moosstämmchen, Equisetenrhizomen, Hauptstämmen von Coniferen u. s. w. Ist dagegen das Wachsthum längs der Axe begrenzt, führt es zu einem bestimmten Abschluss, so sind die entstehenden Querabschnitte unter sich ungleich, ihre Auswüchse zeigen eine in gleichem Sinne fortschreitende Veränderung (Metamorphose); so bei den meisten Blättern, deren basale Portionen sich meist auffallend anders gestalten als die der Spitze näheren, ebenso bei den Stämmen der Angiospermen mit terminaler Blüthe, die z. B. mit Niederblattbildung anfangen, zur Laubblattbildung fortschreiten und dann durch Hochblattbildung zur Formation der Blüthenblattgebilde übergehen, um mit der Erzeugung der Fruchtblätter zu schliessen.

Begrenzt ist das Wachsthum längs der Axe immer dann, wenn am Scheitel echte Dichotomie stattfindet; gegenüber dem vorigen Fall tritt dabei die Eigenthümlichkeit hervor, dass die Gabelzweige die Ausbildungsweise ihres gemeinsamen Fussstückes wiederholen und fortsetzen (Fucus, Selaginella), doch können einzelne Gabelzweige ohne Dichotomie ihr Wachsthum beendigen, indem sie fructificiren.

4) Denkt man sich einen axilen Längsschnitt durch ein Glied gelegt, so können die Gestaltverhältnisse rechts und links davon gleichartige, aber in entgegengesetzter Richtung angeordnete sein, ähnlich wie die rechte und linke Körperhälfte des Menschen. Sind die Gestaltverhältnisse der beiden Hälften so gleichartig, dass die eine das Spiegelbild der anderen darstellt, so sind sie symmetrisch, und die theilende Ebene zwischen ihnen heisst eine Symmetrieebene. Symmetrie in diesem strengsten Sinn ist bei den Pflanzen sehr selten, am ehesten noch bei vielen Blüthen und Stämmen mit decussirten Wirteln) zu finden: das Wort Symmetrie wird daher häufig in einem laxeren Sinne verwendet. Häufig lassen sich durch ein Glied, (einen Spross, eine Wurzel) zwei, drei, vier oder mehr symmetrisch theilende Ebenen legen, die sich sämmtlich in der Wachsthumsaxe schneiden. Solche Glieder sollen polysymmetrische heissen; die sogenannten regelmässig ausgebildeten Blüthen, die Stämme mit genau alternirenden Quirlen und die meisten Wurzeln sind polysymmetrisch. Ist dagegen nur eine symmetrisch theilende Ebene denkbar, wie bei den Blüthen der Labiaten, Papilionaceen [1]), bei Stämmen mit zweireihig geordneten Blättern (wo die Mediane der beiden Blattreihen zugleich die Symmetrieebene ist), bei den Thallussprossen von Marchantia und den meisten Blättern, so nenne ich die Objecte monosymmetrisch, einfach symmetrisch. Die Monosymmetrie ist indessen nur ein besonderer Fall der allgemeiner vorkommenden bilateralen oder zweiseitigen Bildung; sie besteht darin, dass rechts und links von einem axilen Längsschnitte des Gliedes ganz ähnliche Wachsthumsvorgänge stattfinden, aber doch so, dass die beiden Hälften einander nicht gerade wie Spiegelbilder gegenüber liegen müssen. So sind z. B. die Blätter der Begonien (Schiefblätter) zwar nicht symmetrisch, aber doch bilateral; die eine Hälfte rechts vom Mittelnerv der Lamina ist grösser und etwas anders geformt als die andere links vom Mittelnerv; ähnlich ist es bei Ulmus. Blos bilateral, ohne monosymmetrisch zu sein, sind auch die Hälften eines Sprosses mit zweireihig alternirenden Blättern, wenn wir ihn senkrecht zu der gemeinsamen Mediane der sämmtlichen Blätter theilen; die beiden Hälften tragen je eine Blattreihe, die eine ist aber nicht das Spiegelbild der anderen, da die Blätter beider Reihen auf verschiedenen Höhen entspringen. Wo wirklich monosymmetrische Bildung vorkommt, da kann sie als ein besonderer Fall der bilateralen betrachtet werden; diese ist daher als die allgemeiner vorkommende Erscheinung für uns zunächst die wichtigere.

Dasselbe Verhältniss wie zwischen Monosymmetrie und Bilateralität, besteht übrigens auch zwischen der Polysymmetrie und der Multilateralität; auch die Polysymmetrie ist nur als ein besonderer Fall der multilateralen Bildung zu betrachten; diese letztere ist nämlich überall da vorhanden, wo man durch axile Längsschnitte mehrere Hälftenpaare herstellen kann, und zwar so, das die beiden Hälften jedes Paares einander wohl ähnlich sind, aber nicht gerade genau symmetrisch, wie ein Object mit seinem Spiegelbild. So können die kurzen Stämme von Sempervivum, Aeonium mit ihren Blattrosetten, die Zapfen der Pinusarten mit ihren Schuppen wohl durch zahlreiche Längsschnitte halbirt werden, die so entstehenden Hälften sind aber niemals symmetrisch, weil die Blätter und Schuppen spiralig geordnet sind, und eine Spirale oder Schraube ist niemals symmetrisch

1) A. Braun nennt monosymmetrische Blüthen zygomorph, ein Ausdruck, der als Synonym für monosymmetrisch auch sonst verwendbar wäre.

theilbar; insofern aber die schraubig geordneten Blätter in 3, 4, 5, 8, 13 . . . Orthostichen stehen, kann man den Spross selbst als einen drei-, vier-, fünf-, acht-, dreizehnseitigen u. s. w. bezeichnen.

Als der allgemeinste Unterschied bleibt also der zwischen bilateralen und multilateralen Bildungen übrig; in beiden Fällen kann die Lateralität zur Symmetrie sich steigern, jene zur Monosymmetrie, diese zur Polysymmetrie. Als Extreme erscheinen einerseits die Wurzeln mit kreisrundem Querschnitt, andererseits die meisten Blätter und blattähnlichen Sprosse mit nur zwei symmetrischen Hälften. Nimmt man indessen bei den Wurzeln auf die Zahl ihrer Fibrovasalstränge Rücksicht, so reducirt sich die anscheinend unendliche Zahl ihrer Symmetrieebenen meist auf 2, 3, 4, 5.

Um nun für die Besprechung derartiger Verhältnisse eine bequeme Ausdrucksweise zu gewinnen, kann man jeden Längsschnitt, welcher zwei ähnliche Hälften liefert, als einen Hauptschnitt oder Hauptebene bezeichnen; sind die beiden Hälften symmetrisch, so ist es ein Symmetrieschnitt (-ebene). Bilaterale Gebilde haben also einen Hauptschnitt, multilaterale zwei oder mehr Hauptschnitte.

5) Die Lateralität und die Symmetrieverhältnisse zeigen zweierlei wichtige Beziehungen, je nachdem man die Glieder einer Pflanze unter sich selbst vergleicht oder sie in ihren Richtungsverhältnissen zur Aussenwelt, zur Schwere, zum Licht, zum Druck äusserer Gegenstände betrachtet.

Vergleicht man die Glieder einer Pflanze unter sich, so zeigt sich z. B., dass die Hauptschnitte der Blätter sämmtlich in einer Ebene auf entgegengesetzten Seiten des Stammes liegen können, dann ist der Spross selbst bilateral, oder sie liegen in zwei Ebenen, die sich rechtwinkelig kreuzen, dann ist der Spross vierseitig, z. B. dann, wenn er decussirte zweigliedrige Quirle trägt, ein Fall, der sich bezüglich anderer Verhältnisse, wie die Erfahrung zeigt, der Bilateralität eng anschliesst und als doppelte Bilateralität bezeichnet werden könnte. In diesen Fällen sind die Hauptschnitte der Blätter auch zugleich Hauptschnitte des Stammes, bei Salvinia, Marsilia, Polypodium aureum, Pteris aquilina dagegen liegen die Hauptschnitte der geradreihig geordneten Blätter rechts und links von dem einzigen Hauptschnitt des bilateralen Stammes, was hier mit dem horizontalen Wuchs eng zusammenhängt.

Die Beziehung der Lateralität und Symmetrie zur äusseren Umgebung der Pflanze macht sich z. B. darin geltend, dass multilaterale Sprosse meist aufrecht wachsen, während bilaterale gewöhnlich horizontal liegen und zwar so, dass der Hauptschnitt vertikal steht; viele bilaterale Sprosse schmiegen sich mit einer Seite einer horizontalen, schiefen oder vertikalen Unterlage dicht an, wie die Marchantien, Jungermannien, Hedera Helix u. s. w., und dann steht der Hauptschnitt senkrecht auf der Unterlage. Bilaterale Gebilde, Blätter oder ganze Sprosse und Sprosssysteme bilden gewöhnlich ihre beiden Seiten, auf denen der Hauptschnitt senkrecht steht, mit Bezug auf die Aussenwelt verschieden aus, so dass man ausser einer rechten und linken Hälfte (rechts und links vom Hauptschnitt) auch eine Ober- und Unterseite, eine anliegende und freie Seite, eine Schatten- und Lichtseite deutlich unterscheidet, und gerade hierin tritt die Beziehung der Lateralität zur Aussenwelt am deutlichsten hervor.

Es muss indessen in jedem speciellen Fall der genaueren Untersuchung überlassen bleiben, inwiefern die Lage der Hauptschnitte der Glieder einer Pflanze

durch innere Wachsthumsverhältnisse oder durch äussere Einflüsse geregelt wird[1], eine Frage, die selten befriedigend zu beantworten ist, wenn nicht Experimente darüber entscheiden. In diesem Sinne sind die von Mirbel schon 1835 begonnenen, 1870 von Dr. Pfeffer (l. c.) mit grösserem Erfolg fortgesetzten Untersuchungen an Marchantia polymorpha von besonderem Interesse. Der Letztgenannte zeigte, dass die beiden flacheren Seiten der Brutknospen dieses Lebermooses gleichwerthig sind: d. h. jede der beiden Seiten ist im Stande, Wurzelhaare zu bilden, wenn sie nach unten gekehrt ist oder einem festen Körper anliegt. Die Bilateralität und der Gegensatz von Bauch- und Rückenseite bildet sich erst an dem aus der Brutknospe hervorwachsenden flachen Sprosse aus. Die beleuchtete Seite der Sprosse, wie auch deren Lage sein mag, wird unter allen Umständen die Spaltöffnungen bildende Oberseite, die beschattete Seite zur Unterseite, welche Wurzelhaare und Blattlamellen hervorbringt. Auch nachdem die Seitensprosse sich gebildet haben, ist die Brutknospe selbst noch beiderseits gleichwerthig. Aehnliche Verhältnisse mögen wohl auch an den keimenden Sprossen kriechender Jungermannien und bei der Prothalliumbildung der Farne obwalten, wo aber genauere Untersuchungen noch fehlen; bei letzteren ist nur so viel bekannt, dass bei stärkerer Beleuchtung von einer Seite her die Ebene des Hauptschnitts in die Richtung des stärksten Lichtstrahls fällt, und die Wachsthumsaxe mit ihrem Scheitel sich dem Schatten zukehrt (Wigand).

Das im Paragraphen Gesagte sollte nur die wichtigsten Begriffe definiren und Gesichtspuncte aufweisen, die bei derartigen Betrachtungen zur Geltung kommen; die Resultate, die sich durch sie gewinnen lassen, können hier nicht in Extenso mitgetheilt werden; da sich eine bestimmte Theorie als Gemeingut der Wissenschaft noch nicht herausgebildet hat, so musste eine ausführlichere Darstellung mit zahlreichen Einzelheiten und kritischen Auseinandersetzungen auftreten, was hier der Raum nicht gestattet. Jedoch mögen einige bedeutsame Thatsachen in aphoristischer Weise nachträglich hier angeführt werden.

1) Bezüglich der Richtung der Wachsthumsaxe scheint es allgemeine Regel, dass die Entstehung eines neuen Individuums mit dem Auftreten einer neuen Wachsthumsrichtung zusammenhängt: sehr auffallend ist dies bei den Schwärmsporen von Oedogonium (Fig. 4 auf pag. 9), deren Längsaxe quer zu der des erzeugenden Fadens steht und zur Längsaxe der neuen Pflanze wird; ähnlich ist es bei der Entstehung neuer Fäden von Nostoc und Rivularia (vergl. II. Buch, Algen). Für viele Kryptogamen fehlt es an betreffenden Untersuchungen, oder die Nachweisung würde hier zu weit führen; es sei nur beispielsweise hervorgehoben, dass die Wachsthumsaxe des Embryos der Farne und Rhizocarpeen entschieden quer zu der Axe des Archegoniums liegt. Bei den Phanerogamen ist die Wachsthumsrichtung des embryonalen Stammes der der Samenknospe entgegengesetzt; der junge Stammscheitel bildet sich abgewendet von dem Scheitel der Samenknospe und wächst in dieser Richtung fort. Von diesem Verhalten macht die Bildung der Moosfrucht eine Ausnahme, wenn man dieselbe als ein neues Individuum gelten lässt, was freilich sehr fraglich scheint; sie wächst in derselben Richtung wie das Archegonium und selbst in der Richtung der Stammaxe bei scheitelständigem Archegonium.

Eine zweite Bemerkung betrifft die Fixirung der Basis der Wachsthumsaxe; bei allen seitlichen Gliedern und Gabelzweigen ist die Basis ohnehin der fixe Punct, an welchem die Verzweigung oder Neubildung begann; aber auch bei der Neubildung einer Wachsthumsaxe aus Schwärmsporen und befruchteten Eizellen beginnt das Wachsthum in einer bestimmten Richtung erst, nachdem sich eine Zelle festgesetzt hat; so bei allen Schwärmsporen, die erst dann zu Schläuchen und Fäden auswachsen, wenn ihr hyalines, bei dem Schwärmen

1) Vergl. Hofmeister: allgem. Morphologie. 1868, § 23 u. 24.

vorderes Ende sich irgendwo festgesetzt hat, wäre es auch nur an der Oberfläche des Wassers (dem sogen. Wasserhäutchen). Auch die keimende Spore der Farne und Equiseten treibt frühzeitig ein Wurzelhaar, das sie an die Unterlage befestigt (die Macrospore der Rhizocarpeen und Selaginellen bedarf dessen bei ihrer Schwere nicht); ähnlich beginnt auch das Längenwachsthum des Phanerogamenembryos erst dann, wenn er an seinem Hinterende dem Scheitel des Embryosackes angewachsen ist; der geschlechtlich erzeugte Embryo der Gefässkryptogamen befestigt sich seitlich durch den sogen. Fuss im Gewebe des Prothalliums.

Nur bei einigen Algen von einfachstem Bau unterbleibt die Fixirung eines Punctes des sich neu constituirenden Pflanzenkörpers an einem äusseren Gegenstand (als welcher hier auch jeder Theil des Mutterkörpers gilt), und damit fällt der Gegensatz von Basis und Scheitel weg; das Wachsthum kann dann nach verschiedenen, selbst entgegengesetzten Richtungen hin Gleichartiges produziren; es entstehen einfache Fäden, an denen ein Vorder- und Hinterende nicht mehr zu unterscheiden ist, wie bei manchen Desmidien und Diatomeen, oder runde Zellfamilien, wie bei den Gloeocapsen.

Ist aber ein fester Punct als Basis einmal gegeben, so findet das Längenwachsthum von diesem aus nur nach *einer* Richtung hin *gleichartig* statt, d. h. was in dieser Richtung hervorwächst, ist ein Glied von morphologisch bestimmtem Charakter. Es ist hierdurch der Fall nicht ausgeschlossen, dass auch nach entgegengesetzter Richtung hin ein neues Wachsthum eintritt; das Glied aber, welches in dieser Richtung entsteht, ist von morphologisch anderer Natur; so ist es z. B. bei den Embryonen der Phanerogamen, bei denen die Hauptwurzel nach J. Hanstein's neuen Untersuchungen in der That so entsteht, dass man ihre Längsaxe als die rückwärts fortgesetzte Verlängerung der Stammaxe betrachten muss.

2) *Bezüglich der Symmetrieverhältnisse* ist die Thatsache hervorzuheben, das die dichotomische Verzweigung sich häufig in einer und derselben Ebene bei Thallomen (Fucaceen, Metzgeria), Stämmen (Marchantia, Selaginella)[1], Blättern (bei manchen Farnen) wiederholt; gewöhnlich findet dann auf beiden Seiten der Dichotomieebene eine verschiedene Ausbildung statt, indem die eine Seite der Sprosse sich dem Boden oder aufrechten Gegenständen dicht anschmiegt (Lebermoose), oder die eine Seite sich dem Licht, die andere sich dem Schatten zukehrt (Selaginella); in solchen Fällen sind die Sprosse auch in Richtung der Dichotomieebene breiter. Wo eine solche verschiedene Ausbildung zweier Seiten nicht auftritt, wie bei Lycopodium (zumal L. Selago nach Cramer), da kann die Dichotomie consecutiver Gabeläste in verschiedenen Ebenen eintreten; dies gilt auch für die Wurzeln der Lycopodiaceen (vergl. Nägeli und Leitgeb und Pfeffer l. c. p. 97).

Gewöhnlich ist es, wie schon erwähnt, ohne experimentelle Untersuchung unmöglich, zu bestimmen, ob die Lage des Hauptschnitts bilateraler Sprosse und Blätter zunächst von Schwere, Licht direct veranlasst wird[2]; gewöhnlich zeigt die Lage des Hauptschnittes gleichzeitig bestimmte Beziehungen zum Muttersspross, wie zu der Richtung der Schwere, des Lichts und des Drucks (letzteres bei angeschmiegten Kletterpflanzen, wie Epheu, Jungermannien u. s. w.), und es ist sogar wahrscheinlich, dass innere und äussere Ursachen gewöhnlich zusammenwirken, um gleich bei der Entstehung eines Gliedes seiner Längsaxe eine bestimmte Richtung und seinen seitlichen Sprossungen bestimmte Lagen zu geben[3]; bei der weiteren Ausbildung können sich die Lagenverhältnisse ändern und neue Beziehungen

1) Bei den Wurzeln von Selaginella liegen die successiven Dichotomien jedoch in gekreuzten Ebenen.

2) Dieses Thema ist, von anderen Gesichtspuncten ausgehend, von Hofmeister (allgem. Morphologie, § 23 u. 24) behandelt worden; bezüglich der Thatsachen selbst finde ich jedoch Manches anders, und in der Interpretation derselben komme ich zu wesentlich anderen Resultaten, was hier nicht ausführlich dargelegt werden kann.

3) Zur experimentellen Untersuchung dieser Frage ist der in unserem III. Buch am Schluss des dritten Capitels beschriebene Apparat, eine langsam um eine horizontale Axe rotirende Trommel, welche die Pflanzen enthält, zu benutzen und bereits von mir benutzt worden.

zu der Abstammungsaxe und zu äusseren Einflüssen zeigen. In dieser Hinsicht sind die zweireihig alternirend belaubten horizontalen Seitensprosse zahlreicher Holzpflanzen unter den Dicotylen hervorzuheben. Ihr Hauptschnitt steht vertikal, ihre Blattreihen rechts und links: die den Winter über ruhenden Axelknospen dieser Blätter zeigen eine ganz andere Lage ihrer Theile; die Axe der Knospe ist der des Muttersprosses parallel, sie trägt ihre Blätter in einer dem Zenith und einer dem Erdboden zugekehrten Reihe (Fig. 155); die Mittelrippen der gefalteten Blätter sind immer nach aussen gekehrt, von der Mutteraxe weggewendet; der Hauptschnitt des ganzen bilateralen Sprosses (der Knospe) liegt horizontal. Wenn aber im Frühjahr die Knospe sich entfaltet, so erfolgt eine Drehung ihres Axengebildes derart, dass der Hauptschnitt eine vertikale Lage annimmt, die vorspringenden Mittelnerven der Blätter sich nach unten wenden, indem die Laminalappen mit den früher zusammengeneigten Seiten sich nach oben kehren; damit gewinnt der Seitenspross eines horizontalen Muttersprosses dieselbe Lage wie dieser selbst. Man könnte die Thatsache, dass die beiden Blattreihen innerhalb der Seitenknospe auf der Ober- und Unterseite, also beide in der Vertikalebene entstehen, auf einen unmittelbaren Einfluss der Schwerkraft zurückführen wollen; allein dem widerspricht neben anderen Thatsachen die, dass die Lage der Endknospe[1]) des horizontalen Muttersprosses gewöhnlich von Anfang an eine andere ist; bei Cercis und Corylus z. B. steht die Endknospe auf der Unterseite des horizontalen Zweigendes und ihre Blätter liegen rechts und links neben dem verticalen Hauptschnitt der Knospe. Man wird sich die Lage einer Endknospe leicht vergegenwärtigen, wenn man das vorliegende Buch so dreht, dass in Fig. 155 die Mutteraxe *a* oben, das Mutterblatt *b* der Knospe (hier ist die scheinbare Endknospe eine Axelknospe) nach unten zu liegen kommt und die Richtung der Vertikallinie *v* eine horizontale wird. Durch diese schon in der ersten Anlage gegebene Verschiedenheit der Knospenanlage an horizontalen bilateralen Muttersprossen ist der oben vermuthete u n m i t t e l b a r e Einfluss der Schwerkraft ausgeschlossen; eine zweckmässige Einrichtung macht sich aber darin geltend, dass schon in der Knospe alle Theile so geordnet sind, um durch eine einfache Drehung der Axe bei der Entfaltung diejenige Lage anzunehmen, die für die Functionen der Blätter die günstigste ist, durch welche die Innenflächen derselben dem Lichte zugekehrt werden; bei den Endknospen solcher Sprosse ist selbst diese Drehung nicht mehr nöthig. Ob es nun die Schwerkraft, oder der Einfluss des Lichts auf das Wachsthum ist, wodurch die genannte Drehung um 90° der Knospenaxe bei der Entfaltung bewirkt wird, mag hier einstweilen dahin gestellt bleiben. Das wichtigste Resultat bezüglich des Ausgangspunctes dieser Betrachtung ist aber das, dass die Hauptschnitte der Axelknospen eines bilateralen Muttersprosses sehr verschiedene Lagen zum Horizont haben können, dass folglich die Anordnung der Knospentheile ihrer Anlage nach unabhängig von der Schwerkraftsrichtung ist, während dagegen eine ganz bestimmte Beziehung der Anordnung der Knospentheile zur Mutteraxe selbst hervortritt; die




Fig. 155. Seitenknospe eines horizontalen Zweiges von Cercis canadensis (im December), im verticalen Querschnitt; 1, 2 ... 7 die conseсutiven Blätter mit ihren ebenso bezeichneten Nebenblattpaaren. Die äusseren Knospenschuppen sind weggelassen, die beiden inneren mit 3, 3 bezeichnet. In der Mitte der Vegetationskegel der Knospe, *b* Stellung des Stützblattes der Knospe, *a* Lage der Axe des Muttersprosses, *v* Richtung der Schwerkraft.

1) Es ist für unseren Zweck einstweilen gleichgiltig, ob die Knospe am Ende des horizontalen Sprosses die wahre Endknospe desselben oder eine geförderte Seitenknospe bei verkümmernder Endknospe ist, wie bei Cercis und Corylus. Mit Rücksicht auf die Lage der Endknospe ist es auch gleichgiltig, dass zuweilen die Seitenknospen ihren Hauptschnitt nicht ganz horizontal, sondern ein wenig schief nach unten und aussen stellen, wie bei Corylus, Celtis u. a.

Axelknospe eines solchen Sprosses mag seitlich oder auf der Unterseite oder auf der Oberseite [1]) entstehen, immer kehren sämmtliche Blätter ihre vorspringenden Mittelrippen auswärts, vom Muttersposs hinweg, immer stellt sich der Hauptschnitt der Knospe so, dass er zugleich ein axiler Längsschnitt des Muttersprosses ist.

Zu demselben Resultat führt neben zahlreichen anderen Fällen auch die Beobachtung zwei- bis dreijähriger Sämlinge von Thuja und anderen Cupressineen. Die Blätter des Hauptstammes sind unten in viergliedrigen alternirenden Quirlen, also in acht Längsreihen geordnet, weiter aufwärts werden die Quirle dreigliedrig alternirend, die Hauptaxe selbst also sechsreihig. Die Axelsprosse, deren Zahl im Verhältniss zu den Blättern eine sehr geringe ist, erscheinen sowohl in der achtreihigen, wie in der sechsreihigen Region des Stammes meist zweireihig, so dass bezüglich der Auszweigung der Hauptstamm bilateral ist (doch kommen, zumal später, weiter aufwärts auch andere Zweigstellungen vor). Diese Seitensprosse erster Ordnung beginnen sofort mit alternirend zweigliedrigen Quirlen, oder mit decussirter Stellung, und zwar immer so, dass das erste Paar rechts und links vom Mutterblatte steht. Jeder solche Seitenspross erster Ordnung nun bildet ein meist streng bilaterales Verzweigungssystem, das sich in einer Ebene ausbreitet; diese Ausbreitungsebene der seitlichen Sprosssysteme steht nun bei Sämlingen von Thuja gigantea, Th. Lobii u. a. gewöhnlich horizontal, der Hauptschnitt also vertical; das ist aber nicht ausnahmslos, ab und zu treten seitliche Sprosssysteme auf, die sich in senkrechter Ebene ausbreiten, deren Hauptschnitt also horizontal steht; dasselbe wiederholt sich zuweilen an einzelnen Seitensprossen zweiter Ordnung; umgekehrt finde ich an einem kräftigen Sämling von Cupressus Lawsoni 17 seitliche Sprosssysteme (in zwei geraden gegenüber liegenden Reihen am Hauptstamme stehend), die sämmtlich in einer verticalen Ebene sich ausbreiten, nur ein unteres Sprosssystem ist horizontal ausgebreitet. Diese Verschiedenheiten in der Lage der Hauptschnitte der lateralen Sprosssysteme sind nun aber keineswegs durch Drehungen veranlasst, die man hier leicht an der Blattstellung erkennen würde; diese Lagenverschiedenheiten sind ursprünglich und werden beibehalten; wo ein Seitenspross erster Ordnung sich horizontal verzweigt, da sind es ausschliesslich die Axeln von rechts und links stehenden Blättern, wo er sich vertical verzweigt, solche von oben und unten stehenden Blättern, welche Seitensprosse erzeugen. Da nun die Hauptschnitte dieser seitlichen Verzweigungssysteme ganz verschiedene Lagen zum Horizont haben, so kann ein unmittelbarer Einfluss der Schwere (hier auch nicht des Lichtes) auf die Anlage der Seitenzweige 2ter Ordnung kaum angenommen werden. Viel constanter ist die verticale Lage des Hauptschnitts an den horizontal verzweigten Seitensprossen 1ster Ordnung bei Araucaria excelsa, und bei ihnen tritt, wie die Erfahrung der gärtnerischen Praxis zeigt, besonders deutlich eine Erscheinung hervor, die man als Inhärenz der Lateralität bezeichnen könnte; derartige Seitensprosse, als Stecklinge vertikal eingepflanzt, bewurzeln sich und wachsen senkrecht fort, aber sie erzeugen trotzdem immer nur zweireihige Seitensprosse; der einmal als Seitenspross geborene Ast verwandelt sich auch bei senkrechter Stellung nicht in einen vielseitigen Hauptstamm.

Schliesslich will ich noch einige Angaben über verschiedene Arten der Gattung Begonia beifügen, die zeigen, dass bei ganz nahe verwandten Formen die Beziehungen der Lateralität zu äusseren Einflüssen ganz verschieden sein können, während sie bei Vergleichung der Glieder einer Pflanze unter sich die gleichen bleiben. Die Blätter der Begonien sind zweireihig alternirend gestellt; bei dickeren Stämmen sind die beiden Blattreihen einander an einer Stammseite genähert, die andere Stammseite erscheint daher nackt; der Spross ist also nicht nur bilateral, sondern er zeigt auch deutlich den Gegensatz einer Vorder- und Hinterseite, die einander sehr unähnlich sind; die blättertragende Seite sei die Vorderseite, die nackte Stammseite seine Hinterseite. — Die Lamina der Blätter ist in hohem Grade unsymmetrisch, die eine Hälfte seitwärts vom Mittelnerv ist viel grösser als die andere. Die

1) Auf der Oberseite des Muttersprosses entstehen Axelsprosse nahe der Basis der ersteren bei Cercis, sie liefern Inflorescenzen.

grösseren Hälften sämmtlicher Blätter sind der Hinterseite des Stammes zugekehrt; man kann dies Merkmal dazu benutzen, um auch bei dünnstämmigen Arten, wie B. undulata und incarnata dennoch Hinter- und Vorderseite zu unterscheiden, obgleich hier die Blätter auf der Vorderseite nicht genähert sind, sondern genau der Divergenz $^1/_2$ folgen. — Es ist gut im Voraus zu bemerken, dass die Blattstiele der Begonien zwar ziemlich stark heliotropisch sind, dass dagegen die Sprossaxen kaum vom Licht gekrümmt werden, bei den dicken Axen scheint der Heliotropismus ganz zu fehlen, bei den dünnen von undulata und incarnata ist er jedenfalls sehr gering; manche ziemlich dickstämmige Arten, wie B. Verschaffelti und manicata wachsen bei einseitiger Beleuchtung gerade aufrecht, sehr dickstämmige krümmen sich nach verschiedenen Richtungen ohne Rücksicht auf das einfallende Licht; dünnstämmige lassen ihre schlaffen Zweige überhängen, ohne immer nach einer bestimmten Richtung hinzuweisen.

Beachtet man nun die Neigung der Stämme, sich in irgend einer Richtung zu krümmen, so fällt jederzeit die Krümmungsebene mit dem Hauptschnitt des Sprosses, der ihn in zwei ähnliche Hälften theilt, so dass jede Hälfte eine Blattreihe besitzt, zusammen; ausserdem zeigt sich eine bestimmte Beziehung zwischen der Neigung, sich zu krümmen, und der relativen Dicke und Länge der Internodien. Setzt man die Dicke der Internodien überall = 1, so sind bei den aufrechtwachsenden Stämmen von B. nitens, Möhringi, sinuata die respectiven Längen derselben gleich 9—3, 2—2; bei der schwach gekrümmten B. manicata ist sie = 1 oder kleiner, bei den niederliegenden und stark sich krümmenden Stämmen aber nur 0,7 (hydrocotylifolia), 0,4 (pruinata), 0,2 (B. ricinifolia). Bei den dünnstämmigen aufrechten Arten stehen die Blattreihen einander diametral gegenüber, bei den wenig gekrümmten dickeren nähern sie sich auf der Vorderseite, bei den sehr dickstämmigen niedergekrümmten sind die Blattinsertionen ganz auf die Vorderseite gerückt[1]).

Bei den dickstämmigen Arten krümmt sich der Stamm abwärts concav, oder er legt sich horizontal auf die Erde; in diesem Fall ist es immer die blattfreie Seite, die Hinterseite, welche nach unten zu liegen kommt und Adventivwurzeln treibt (z. B. B. ricinifolia, macrophylla); bei hochstämmigen Arten mit dünnen Internodien dagegen hängen die Zweige über, und in diesem Fall ist es die Hinterseite, welche convex wird, nach oben zu liegen kommt (B. undulata, incarnata); oder mit anderen Worten, indem wir die Knospenanlage beachten, bei diesen dünnstämmigen entstehen alle grossen Blatthälften nach oben, bei jenen dickstämmigen nach unten gekehrt. Die Asymmetrie der Blätter zeigt also bei geneigter Lage der Knospe die entgegengesetzten Beziehungen zur Richtung der Schwerkraft und bei aufrechten Stämmen gar keine solche Beziehung. Bei sehr kurzgliedrigen dickstämmigen Arten kommen nur wenige, bei dünnstämmigen viele Seitensprosse zur Entwickelung, wie dies auch sonst häufig geschieht (Cacteen, Palmen, Farne, Extrem bei Isoetes). Die Lateralität der Seitensprosse zeigt zu der der Muttersprosse folgende Beziehungen: bei allen Arten ist die Hinterseite des Seitensprosses, also auch die grössere Hälfte der Blätter dem Muttersposs zugekehrt; der Hauptschnitt eines Seitensprosses dünnstämmiger Arten steht daher rechtwinkelig auf dem Hauptschnitt des Muttersprosses; bei dickstämmigen Arten, wo die Axelsprosse einander vorn genähert sind, macht der Hauptschnitt des Seitensprosses mit dem des Muttersprosses nach vorn (bei niederliegenden also nach oben) einen spitzen Winkel. Bei weiterer Entwickelung behalten die Zweige dünnstengeliger Species ihre ursprüngliche Lage nahezu, bei dickstämmigen Arten mit stark verschiedener Vorder- und Hinterseite dreht sich der Seitenspross so, dass seine Hinterseite nach derselben Richtung hinsieht, wie die des Muttersprosses.

Genauere Nachrichten über die Lebensweise der verschiedenen Begonienarten habe ich nicht, vermuthe aber, dass die Arten mit entschieden ausgebildeter Hinter- und Vorderseite,

1) Mit den oben genannten relativen Dickenmaassen gehen die absoluten fast parallel; die relativ dicksten Internodien sind auch meist die absolut dicksten, und diese Stämme zeigen die entschiedenste Neigung zu horizontalem Wuchs.

die sich nicht dem Boden anschmiegen, die Fähigkeit zu klettern haben mögen, ähnlich wie der Epheu, obgleich Versuche, die ich in dieser Beziehung im bot. Garten zu Würzburg anstellen liess, noch kein befriedigendes Resultat gegeben haben; theils wohl deshalb, weil die Pflanzen schon zu alt waren, theils weil die Beleuchtung auf der Vorderseite vielleicht zu schwach war, denn durch die obigen Angaben über den Heliotropismus ist die Annahme noch nicht beseitigt, dass die Begonienstämme bei starker einseitiger Beleuchtung vielleicht negativ heliotropisch sein könnten. Uebrigens geht aus Martius' Angaben (Flora brasiliensis fascic. XXVII, p. 394) hervor, dass wenigstens manche Begonien an Felsen und Baumstämmen angeschmiegt wachsen (aliae rupibus applicatae, aliae vetustarum arborum radicibus aut super ligna putrida radicantes).

§ 28. Habituelle Blatt- und Sprossformen. Die Eigenschaften der Thallome, Blätter, Sprossaxen und Wurzeln, welche ganzen Klassen, Ordnungen oder Familien gemeinsam sind (die sogen. typischen Eigenschaften), sind Gegenstand der speciellen Morphologie und Systematik, andererseits ist es Aufgabe der Physiologie, diejenigen Organisationsverhältnisse zu studiren, durch welche die Glieder des Pflanzenkörpers zu bestimmten Functionen befähigt werden; — manche Eigenthümlichkeiten des Wachsthums aber kehren in verschiedenen Abtheilungen des Pflanzenreichs wieder, oder sie treten in auffallenden Gegensatz zu den gewöhnlichen Vorkommnissen und sind gerade deshalb geeignet, den Werth allgemeiner morphologischer Begriffe hervortreten zu lassen; derartige Eigenthümlichkeiten pflegt man als habituelle zu bezeichnen, und sie sollen hier besonders deshalb noch kurz erwähnt werden, um vorbereitend für das II. Buch einige Kunstausdrücke zu erklären. Wir können uns dabei übrigens auf die Blätter und blattbildenden Sprosse beschränken, da die Thallusformen in dem Kapitel über die Thallophyten hinreichend ausführlich behandelt werden, die Wurzelformen aber nur geringe habituelle Verschiedenheiten darbieten, welche bereits früher hervorgehoben worden sind; ebenso ist der Habitus der Haare schon mehrfach besprochen worden.

1) Blattformen. Die Blätter sind im vollkommen entwickelten Zustande gewöhnlich flach ausgebreitete Gewebeplatten, die Ausbreitung erfolgt meist in den Richtungen rechts und links senkrecht zu der Medianebene oder dem Hauptschnitt, so dass die Blattfläche quer (rechtwinkelig oder schief) zur Längsaxe des Stammes liegt; für die Basis flacher Blätter gilt dies ganz allgemein, der obere Theil der Blattfläche aber ist zuweilen in den Richtungen der Medianebene selbst ausgebreitet, so also, dass die Ausbreitungsebene mit einem axilen Längsschnitt des Stammes zusammenfällt, wie bei der Gattung Ixia, Iris u. a. Zuweilen sind die Blätter aber nicht flach, sondern konisch oder polyëdrisch; konisch mit fast kreisrundem Querschnitt z. B. bei den Characeen, Pilularia; polyëdrisch bei einigen Mesembryanthemum- und Aloëarten.

Der äussere Umriss der Blätter ist entweder einfach oder gegliedert; ersteres ist dann der Fall, wenn sich an dem Blatt bestimmt gesonderte Partien nicht unterscheiden lassen; gegliedert heisst ein Blatt, wenn es aus verschieden geformten Stücken besteht, die deutlich von einander abgegrenzt sind; ungegliedert sind gewöhnlich die nicht flachen Blätter und unter den flachen meist nur die kleinen, deren Länge und Breite im Verhältniss zum Stamm unbeträchtlich ist, nach absolutem Maass einige Millimeter oder einige Centimeter nicht überschreitet; grössere Blätter sind meist scharf gegliedert, und im Allgemeinen steigert sich die Mannigfaltigkeit der Gliederung mit der zunehmenden Grösse; man vergleiche z. B. die

kleinen einfachen Blätter der Moose mit den grossen gegliederten der Farne, die kleinen einfachen der Lycopodiaceen und Coniferen mit den grossen reich gegliederten der Cycadeen, die kleinen einfachen Blätter der Lineen und die grossen vielgestaltigen der nahe verwandten Geraniaceen u. s. w. — Die Gliederung des Blattes besteht meist darin, dass ein basaler Theil schmal, cylindrisch oder prismatisch bleibt, während eine obere Partie sich flach ausbreitet: jener heisst der Stiel (petiolus), diese die Spreite (lamina). Oder die untere Region des Blattes wird scheidenförmig, sie bildet eine als Hohlcylinder den Stengel und jüngere Blätter umfassende Lamelle: breitet sich die obere Partie flach aus, so besteht das Blatt aus Scheide (vagina) und Spreite; es kommt auch vor, dass zwischen dem scheidigen Basalstück und der Lamina ein Stiel eingeschaltet ist, wie bei den Palmen, manchen Aroideen und Umbelliferen. — Die Gliederung in Scheide, Stiel und Spreite kann als longitudinale Gliederung von der seitlichen unterschieden werden, die sich entweder unmittelbar als Verzweigung kund giebt, wie bei den gefiederten, tief gelappten, zusammengesetzten Blättern, oder sich doch als eine beginnende rudimentäre Verzweigung auffassen lässt, wie bei den eingekerbten, gezähnten, ausgebuchteten Blättern. Als zertheilte oder auch als zusammengesetzte Blätter kann man alle die bezeichnen, bei denen die einzelnen seitlichen Stücke der Lamina an ihren Basen scharf abgesetzt sind, während als gelappte Formen im Allgemeinen solche bezeichnet werden können, deren Lamina eine mittlere zusammenhängende Fläche zeigt, an welcher die seitlichen Auszweigungen nur mehr oder minder vorspringende Theile bilden, die an ihren Basen verschmelzen. Erscheinen bei einem verzweigten Blatt die einzelnen Auszweigungen scharf gesondert, bildet jeder Blattzweig für sich sozusagen ein Blatt, so wird er als »Blättchen« (foliolum) unterschieden. — Die Zertheilung wie die Lappenbildung kann sich wiederholen, indem die Blattzweige abermals sich verzweigen. Sind die Auszweigungen deutlich zweireihig an dem mittleren Theil des Blattes geordnet, so heisst dieses gefiedert, wenn es ein zusammengesetztes oder zertheiltes Blatt ist, fiederspaltig, fiederlappig, wenn es ein gelapptes Blatt ist; gezähnt, gesägt, gekerbt, wenn die seitlichen Vorsprünge im Verhältniss zur Lamina sehr klein sind. Sind dagegen die Auszweigungen oder Lappen der Lamina am Ende des Stiels dicht zusammengedrängt, strahlen sie von den Enden desselben allseitig aus, so heisst das Blatt gefingert, handförmig gelappt u. s. w.; schildförmig wird es genannt, wenn die Lamina nicht mit einem Theil ihres Randes, sondern mit einem in ihrer Unterfläche liegenden Punct angeheftet ist (Tropaeolum, Nelumbium u. a.). — Dies sind nur einige der Hauptformen, zahlreiche weitere Unterscheidungen und Benennungen, welche für die specielle Pflanzenbeschreibung von Interesse sind, wird der Anfänger in jeder Flora angewendet finden.

Als gelegentlich vorkommende Anhängsel, die als Ausdruck einer noch weiteren Gliederung der Blätter betrachtet werden können, sind die Nebenblätter, Ligulargebilde und kapuzenförmigen Auswüchse zu erwähnen.

Die Nebenblätter (stipulae) können als seitliche Auszweigungen der Blätter gelten, welche schon an der Insertionsfläche derselben auftreten; sie stehen paarig rechts und links von der Basis des Hauptblattes, entweder ganz isolirt von diesem oder mit ihm verwachsen; die einzelne Stipula ist gewöhnlich bilateral unsymmetrisch, und dabei so gebildet, dass sie als Spiegelbild der zugehörigen Stipula auf der anderen Seite des Hauptblattes erscheint. — Die Stipulae entstehen zwar erst

nach der Anlage des Hauptblattes, wachsen dann aber viel rascher und erreichen ihre definitive Ausbildung früher als dieses; sie spielen daher eine wichtige Rolle bei der Lagerung der Theile in der Knospe; in der Knospenlage greifen sie entweder mit ihren inneren (der Blattmediane zugekehrten) Rändern über den Rücken ihres Hauptblattes und decken es von aussen ganz oder theilweise, oder sie greifen vor dem Hauptblatt (auf der dem Stamm zugekehrten Seite desselben) rechts und links über und bedecken so die nächstjüngeren Knospentheile; auf die eine oder andere Weise werden nicht selten durch die Nebenblätter Kammern gebildet, in denen die Blätter sich ausbilden, um sie bei der Streckung und Entfaltung zu verlassen, worauf die Stipulae sich entweder ebenfalls entfalten und fortleben oder auch absterben und abfallen.

Als Ligula bezeichnet man bei den Gramineen einen häutigen Auswuchs auf der Innenseite des Blattes an der Stelle, wo die flache Lamina von der Scheide unter einem Winkel abbiegt; sie steht quer zur Mediane des Blattes; ähnliche Auswüchse finden sich auch sonst, z. B. an den Blumenblättern von Lychnis und Narcissus (wo sie die sogen. Nebenkrone bilden), an den Laubblättern von Allium u. a., und können allgemein als Ligulargebilde zusammengefasst werden. Als Gegentheil dazu treten zuweilen quer gestellte Auswüchse auf der Hinter- (Aussen-) Seite der Blätter auf, so z. B. die grossen kapuzenförmigen Anhängsel der Staubblätter in den Blüthen der Asclepiadeen.

Das Blattgewebe besteht nur bei manchen Moosen durchweg aus einer Zellschicht; gewöhnlich aber, zumal bei allen grösseren Blättern ist das Gewebe mehrschichtig, und dann unterscheidet man bei den Gefässpflanzen Epidermis, parenchymatisches Grundgewebe und Fibrovasalstränge: das Grundgewebe wird hier als M e s o p h y l l bezeichnet, das System der im Blatt verlaufenden Fibrovasalstränge bildet die sogen. N e r v a t u r. Bei vielen sonst einschichtigen Laubmoosblättern verläuft in der Mitte der Basis gegen die Spitze hin ein mehrschichtiger Strang, der hier ebenfalls Nerv (Mittelnerv) genannt wird; auch bei den complicirter gebauten Blättern ist meist ein Mittelnerv (Medianus) vorhanden, der von der Basis zur Spitze der Lamina verläuft und diese symmetrisch oder wenigstens in zwei ähnliche Hälften theilt; dasselbe geschieht in jedem seitlichen Foliolum oder jedem Zweig und Lappen der Lamina; aus ihm entspringen die seitlich zu den Blatträndern hinlaufenden Nerven. — Bei den grösseren Blättern, zumal der Dicotylen, sind die Fibrovasalstränge, welche den Mittelnerv und seine stärkeren Auszweigungen durchziehen, von einer dicken parenchymatischen Gewebeschicht umschlossen, deren Zellen von denen des Mesophylls verschieden sind. Gewöhnlich springen diese Nervaturen auf der Unterseite des Blattes wulstartig vor und sie (besonders der Medianus) sind um so kräftiger gebaut, je grösser die ganze Lamina ist. Die feineren Nerven dagegen bestehen aus einzelnen, sich oft vielfältig verzweigenden Fibrovasalsträngen, die in dem Mesophyll der Lamina selbst verlaufen. — Die Art der Nervatur ist bei den verschiedenen Klassen der Gefässpflanzen verschieden und oft sehr charakteristisch für grosse Abtheilungen, was am geeigneten Ort hervorgehoben werden soll.

Bei den Characeen, Muscineen und Gefässkryptogamen sind meist sämmtliche Blätter einer Pflanze gleichartig, entweder einfach oder in derselben Weise gegliedert, wenn auch die Gliederung, zumal bei Farnen und Rhizocarpeen, an jungen noch schwachen Pflanzen einfacher als an den grossen Blättern erwachsener

Pflanzen ist. Doch kommt es auch bei den Kryptogamen schon vor, dass an derselben Pflanze sehr verschiedene Blattformen auftreten: so bilden manche Moose an unterirdisch kriechenden Sprossen sehr kleine, farblose Blättchen, in der Nähe der Geschlechtsorgane oft anders geformte Blätter als die an den übrigen aufrechten Theilen der Sprosse; ebenso bleiben die Blätter unterirdischer Sprosse (Ausläufer) von Struthiopteris germanica (einem Farnkraut) dünne häutige Schuppen, die an dem sich aufrichtenden Ende des Ausläufers durch grosse, gefiederte, grüne Blätter ersetzt werden; bei der Rhizocarpee Salvinia bildet jeder Quirl zwei in die Luft hinaufragende rundliche einfache, und ein ins Wasser hinabhängendes, aus fadenförmigen Zweigen bestehendes Blatt u. s. w. Viel häufiger tritt die Verschiedenheit der Blätter einer Pflanze schon bei den Coniferen und Cycadeen auf, ausserordentlich mannigfaltig aber werden die Blattformen nicht nur an derselben Pflanze, sondern oft an demselben Spross bei den Monocotylen und Dicotylen.

Die beiden am häufigsten vorkommenden Blattformen sind die Schuppen- oder Niederblätter und die Laubblätter.

Die Laubblätter[1]) sind immer durch reichlichen Chlorophyllgehalt, also durch grüne Färbung (die aber zuweilen durch rothen Saft verdeckt ist) ausgezeichnet; sie sind es, die in der Volkssprache ausschliesslich Blätter genannt und in der beschreibenden Botanik unter dem Ausdruck folium verstanden werden. Gewöhnlich sind es die grössten, am längsten ausdauernden und durch reichere Gliederung der Umrisse, wie durch vollkommnere Gewebebildung ausgezeichneten Blätter der Pflanze. Als hauptsächliche Träger des Chlorophylls sind sie die wichtigsten Assimilationsorgane und immer auf die Ausbreitung am Licht angewiesen, selbst dann, wenn sie an unterirdischen Vegetationspuncten entstehen (Sabal, Pteris aquilina u. a.). Sind sie klein, so pflegen sie an demselben Spross in sehr grosser Zahl sich zu bilden, bei zunehmender Grösse der Laubblätter nimmt ihre Zahl und die Geschwindigkeit ihrer Vermehrung entsprechend ab; man vergleicht in dieser Beziehung z. B. die vielen kleinen Laubblätter der Moose mit den wenigen grossen der Farne, die vielen kleinen der Coniferen mit den wenigen grossen der Cycadeen u. s. w.

Die Schuppen- oder Niederblätter (squamae) bilden sich gewöhnlich an unterirdischen Sprossen und bleiben in der Erde verborgen, doch kommen sie auch häufig oberirdisch vor, besonders als Umhüllung der Winterknospen der Holzpflanzen (Aesculus, Quercus u. s. w.); bei der Gattung Pinus bilden der Hauptstamm und die starken Seitensprosse nur solche Blätter, die Laubblätter erscheinen an kleinen Axelsprossen derselben (Nadelbüschel); bei Cycas wechseln an dem Stamm Schuppenblätter mit grossen Laubblättern regelmässig ab u. s. w. Keimpflanzen (z. B. Quercus) und Seitensprosse unterirdischer Axen beginnen oft mit Niederblättern und schreiten erst später zur Erzeugung von Laubblättern (Struthiopteris, Aegopodium, Orchis, Polygonatum u. a.); bei chlorophyllfreien Schmarotzern und Humusbewohnern sind die Niederblätter die einzige Blattformation der vegetativen Theile, die Laubblätter fehlen (Monotropa, Neottia, Corallorrhiza, Orobanche u. a. Auch an solchen Pflanzen, deren Laub-

1) Vergl. die Charakteristik der Blattformationen bei A. Braun: Verjüngung in der Natur. Freiburg 1849—50, p. 66.

blätter reich gegliedert sind, bleiben die Niederblätter einfach, sie zeichnen sich durch breite Basis, meist geringeres Längenwachsthum, Mangel vorspringender Nerven aus und bilden kein oder nur sehr wenig Chlorophyll; sie erscheinen farblos, gelblich, röthlich, oft braun; ihre Consistenz ist je nach Umständen fleischig saftig (manche Zwiebeln) dünnhäutig oder lederartig zäh.

Bei den Phanerogamen, besonders den Mono- und Dicotylen, kommen, den Sexualact vorbereitend, noch mehrere andere Blattformen zum Vorschein, die Hochblätter (bracteae, bracteolae), die Kelch- und Kronenblätter (sepala, petala), die Staubblätter (stamina) und Fruchtblätter (carpella). Die dicken Keimblätter (Samenlappen, Cotyledonen), werden als Eigenthümlichkeiten dieser Klassen dort ausführlich besprochen werden.

Vom Standpuncte der Descendenztheorie aus ist man berechtigt, alle anderen Blattformen als später entstandene Umgestaltungen (Metamorphosen) der Laubblätter zu betrachten, die ihrerseits als die ursprünglichen, typischen Blätter gelten dürfen; indem diese ihre ursprüngliche Aufgabe, die Assimilation der Nahrungsstoffe, verloren und anderen Functionen dienten, nahmen sie zugleich andere Formen und andere Structurverhältnisse an: denselben Sinn hat es, wenn man gewisse Ranken und Dornen als metamorphosirte Blätter bezeichnet: B l a t t r a n k e n sind fadenförmig gewordene Blätter oder Blatttheile, welche die Fähigkeit besitzen, sich um dünne Körper zu winden und so als Kletterorgane zu dienen (Vicia, Gloriosa, Smilax aspera u. s. w.); B l a t t d o r n e n sind Blätter, welche sich zu lang konischen, zugespitzten, harten verholzten Körpern umbilden: sie treten an Stelle ganzer Laubblätter (Berberis) oder als metamorphosirte Nebenblätter (Xanthium spinosum, manche Acacien) auf. Auch diese beiden Metamorphosen kommen fast ausschliesslich bei den Blüthenpflanzen (den Angiospermen) vor, deren morphologische und physiologische Vollkommenheit im Vergleich zu den Kryptogamen und Gymnospermen vorwiegend durch die Fähigkeit ihrer Blätter, die mannigfaltigsten Formen anzunehmen, bedingt wird.

2) S p r o s s f o r m e n. Das Axengebilde blatterzeugender Sprosse ist gewöhnlich bei hinreichend fortgeschrittener Ausbildung säulenförmig mit gerundeter oder längskantiger Oberfläche (cylindrisch oder prismatisch); ist das Längenwachsthum sehr gering im Vergleich zum Dickenwachsthum, so bildet die niedrige Säule eine Tafel (Kuchen), deren Längsaxe kürzer ist als der Querdurchmesser, wie innerhalb der Zwiebeln von Allium Cepa, bei Isoëtes; steigert sich das Längenwachsthum etwas mehr bei beträchtlicher Dickenzunahme, so entstehen gerundete oder längliche Knollen (Solanum tuberosum, Helianthus tuberosus, oberirdisch bei Mamillaria, Euphorbia meloniformis); überwiegt das Längenwachsthum sehr, so entstehen Stengel, Schäfte, Halme, fadenförmige Gebilde verschiedener Art. — Sehr häufig zeigt derselbe Spross diese Verschiedenheiten in den aufeinanderfolgenden Abschnitten seines Längenwachsthums: so erhebt sich der anfangs kuchenförmig breite Stamm der Küchenzwiebel später als hoher nackter Schaft, dessen Ende wieder kurz bleibt und so den kopfförmigen Blüthenstand erzeugt, so ist auch die dicke Knolle der Kartoffel nur das angeschwollene Ende eines fadenförmig dünnen Sprosses u. s. w. — Unter den zahlreichen Abweichungen von der Säulenform der Axe ist die konische von besonderem Interesse; der konische Stamm ist entweder an der Basis dünn und verdickt sich zunehmend bei weiterem Längenwachsthum so, dass jeder jüngere Theil der Axe dicker ist; wächst

der Stamm aufrecht, so gleicht er einem auf die Spitze gestellten Kegel, der fortwachsende Scheitel liegt an der aufwärts gekehrten Grundfläche desselben oder erhebt sich über diesen als aufrechter Kegel. So ist es bei den Stämmen der Baumfarne, Palmen, sehr deutlich auch bei Zea Mais und vielen Aroideen. Es beruht diese Form auf dem Mangel eines nachträglichen Dickenwachsthums, während mit zunehmendem Alter das junge Gewebe des Stammes dicht unter seinem Scheitel immer umfangreicher wird; hört diese Erstarkung endlich auf, so bleibt der Umfang des späteren Längenzuwachses derselbe, und der unten umgekehrt konische Stamm wächst oben als Cylinder weiter fort. — Die entgegengesetzte Gesammtform des Stammes wird durch ein lang andauerndes nachträgliches Dickenwachsthum bei geringem Umfang des Sprosses am Vegetationspunct hervorgebracht; so ist es bei den Coniferen und vielen dicotylen Bäumen, deren ältere Stämme unten dick, oben dünn sind, also einem schlanken, auf die Grundfläche gestellten Kegel gleichen.

Der Habitus eines Sprosses oder eines Sprossabschnittes steht meist in enger Beziehung zu der Zahl, Grösse und Formation seiner Blätter. Sind die Internodien sehr kurz, die Blätter aber klein und zahlreich, so tritt nicht einmal die Oberfläche des Axentheils als solche zu Tage, man sieht nur die Blätter, wie bei den Thujen und Cupressusarten und manchen Moosen (Thuidium); in solchen Fällen nehmen ganze Sprosssysteme häufig die Umrisse vielfach gefiederter Blätter an; sind die dicht gedrängten Blätter gross, so pflegen sie eine das Stammende einhüllende Rosette zu bilden, während die älteren Stammtheile mit Blattresten bekleidet oder nackt sind, wie bei den Baumfarnen, vielen niederliegenden Aspidienstämmen, vielen Palmen, Aloëarten u. s. w.

Vergleicht man die auf die Blätter und die auf die Axe entfallende Massenentwickelung eines Sprosses, so treten als Extreme auf der einen Seite z. B. die Cacteen (Cereus, Mamillaria, Echinocactus u. a.) mit ihren mächtigen Axenkörpern und ihren ganz verkümmerten Blättern, auf der anderen Seite die Crassulaceen mit ihren dickfleischigen, dichtgedrängten Blättern und den verhältnissmässig schwachen Stämmen hervor, oder auf der einen Seite die unterirdischen Knollen der Kartoffel mit ihren kaum bemerklichen Niederblättern und auf der anderen die Zwiebeln der Liliaceen mit ihren dickfleischigen Schalen und Schuppen, welche den kurzen Stammtheil ganz umhüllen u. s. w.

Bezüglich der Blattformationen, welche an den Sprossen zum Vorschein kommen, ist zunächst zu beobachten, ob an einer Axe immer nur gleichartige oder nach und nach verschiedene Blattformen gebildet werden; ersteres ist z. B. bei den meisten Moosen, Farnen, Lycopodiaceen, Rhyzocarpeen, allen Equiseten und vielen Coniferen der Fall, dieses dagegen bei den staudenförmigen Dicotylen häufig. Bei den Mono- und Dicotylen (z. Th. selbst schon bei den Coniferen) geschieht es nicht selten, dass die verschiedenen Blattformationen auf verschiedene Sprossgenerationen vertheilt sind; bestimmte Sprosse erzeugen z. B. blos oder vorwiegend Laubblätter, andere Hochblätter oder diese und Blüthe zugleich (Begonia); in solchen Fällen können die Sprosse nach ihren Blättern bezeichnet werden, als Niederblattsprosse, Laubsprosse, Hochblattaxen, Blüthen, Blüthenstengel u. s. w., worüber im II. Buch noch Weiteres mitzutheilen ist.

Sehr häufig kommt es bei Kryptogamen und Angiospermen (nicht bei Gymnospermen) vor, dass eine ausdauernde Hauptaxe oder ein ausdauerndes Spross-

system unterirdisch fortwächst und nur zu bestimmten Zeiten lange Laubblätter oder Sprosse emporsendet, die nach einiger Zeit wieder vergehen und durch andere ersetzt werden. Sind solche Sprosse oder Sprosssysteme im Boden horizontal oder schief gelagert und erzeugen sie Seitenwurzeln, so werden sie Rhizome genannt (Iris, Polygonatum, Pteris aquilina und viele andere Farne). Nicht selten sterben sie von hinten ab, während sie vorn weiter wachsen. Unterirdische Knollen und Zwiebeln sind mehr vorübergehende Bildungen, meist nur eine Vegetationsperiode ausdauernd, jene durch das Ueberwiegen des Axenkörpers bei sehr geringer Blattmasse, diese umgekehrt durch das Ueberwiegen der dicht um einen kurzen Stammkörper vereinigten Blattmasse charakterisirt. — Werden aus unteren Theilen dünne Seitensprosse mit kleinen Niederblättern erzeugt, die auf oder unter der Erde hinwachsen, um in beträchtlicher Entfernung vom Mutterstock sich zu bewurzeln und Laubsprosse oder überhaupt kräftige Sprosse zum Vorschein zu bringen, so nennt man sie Ausläufer (Stolonen); so z. B. bei Aegopodium podagraria, Fragaria, Struthiopteris germanica und bei Mnium und Catharinea unter den Moosen.

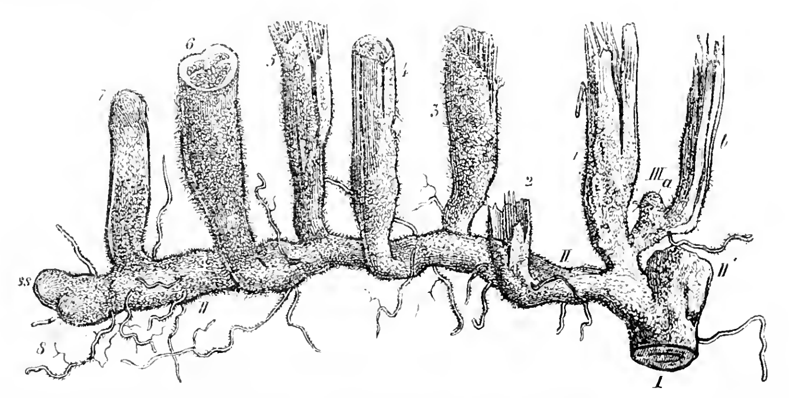



Fig. 156. Rhizom von Pteris aquilina, *I, II, II* die unterirdischen kriechenden Sprossaxen, *ss* der Scheitel eines solchen, 1, 2 bis 6 die Basaltheile der Blattstiele, 7 ein junges Blatt; *b* ein verwester Blattstiel, dessen noch lebendiges Basalstück eine Knospe *a III* trägt; die behaarten Fäden sind Wurzeln, welche hinter dem fortwachsenden Stammscheitel entstehen.

Von den gewöhnlichen Sprossformen entfernen sich am weitesten die blattähnlichen, flachen Sprosse und Sprosssysteme, die Stammranken und die dornförmigen Sprosse, welche bei den Angiospermen häufig vorkommen. Die blattähnlichen Sprosse kommen bei solchen Phanerogamen vor, denen die grünen grossen Laubblätter fehlen, die sie selbst physiologisch ersetzen, indem sie bei bedeutender Flächenausbreitung ihres Axengebildes beträchtliche Mengen Chlorophyll erzeugen und dem Licht darbieten; sie tragen gewöhnlich nur sehr kleine häutige Schuppenblätter; als Beispiele sind zu beachten unter den Coniferen: Phyllocladus, unter den Monocotylen: Ruscus, unter den Dicotylen: Mühlenbeckia platyclada (Polygoneen), die Euphorbiaceengattung Xylophylla, die Papilionaceen Carmichaelia u. a., die Cacteen Opuntia brasiliensis, Rhipsalis crispata u. a.

Die Stammranken sind, wie die Blattranken, dünne, lange fadenförmige Gebilde, welche im Stande sind, sich um dünne Körper von horizontaler oder schiefer Lage, mit denen sie seitlich in Berührung kommen, spiralig zu winden und so als

Kletterorgane zu dienen: sie entspringen seitlich an nicht rankenförmigen Sprossen und sind durch den Mangel der Laubblätter ausgezeichnet; ihre Blattbildung beschränkt sich auf meist sehr kleine, häutige Schüppchen; durch ihren Ursprung, ihre Stellung und ihre Blatterzeugung unterscheiden sie sich meist leicht von den Blattranken, doch giebt es Fälle, wo die morphologische Natur einer Ranke zweifelhaft sein kann, so z. B. bei den Cucurbitaceen[1]. Besonders klare Beispiele von Stammranken finden sich bei Vitis, Ampelopsis und Passiflora. — Sprosse, welche kräftig entwickelte Laubblätter an langen dünnen Internodien tragen und im Stande sind, sich um aufrechte Stützen aufsteigend emporzuwinden, werden nicht zu den Ranken gerechnet, sondern windende oder schlingende Stämme caules volubiles genannt[2]), demgemäss sind also auch Rankenpflanzen (wie Vitis) von Schlingpflanzen (wie Phaseolus, Humulus, Convolvulus u. a.) zu unterscheiden. Bei Cuscuta, wo der Hauptspross und sämmtliche Seitensprosse (mit Ausnahme der Inflorescenzen) nach Art der Ranken und nach Art der volubilen Stämme winden, wo zugleich alle Laubblätter fehlen, finden sich die Eigenschaften der Ranken und volubilen Stämme bis zu einem gewissen Grade vereinigt. Eine ähnliche Unterscheidung wie zwischen Stammranke und volubilem Stamm ist übrigens auch bei den Blättern möglich: die mit dauerndem Längenwachsthum begabten Laubblätter der Farnkrautgattung Lygodium verhalten sich ganz so wie windende Stämme, indem hier die windende Mittelrippe des Blattes dem aufwärts windenden Laubspross, die Foliola den Laubblättern eines volubilen Stammes entsprechen[3]. —

Wie die Blätter sind auch die Sprossaxen vieler Angiospermen zur Dornbildung befähigt, indem sie sich in konisch zugespitzte erhärtende feste Körper umwandeln; es geschieht dies entweder so, dass der ganze Spross, oder selbst ein ganzes Sprosssystem, bei Unterdrückung der Laubblätter dornig wird, wie bei den verzweigten Dornen am Stamm von Gleditschia ferox; oder, dass der Spross anfangs Laubblätter erzeugt, normal fortwächst und schliesslich sein Längenwachsthum mit dorniger Zuspitzung endigt, wie bei den unteren Axelsprossen von Gleditschia triacanthos, bei Prunus spinosa u. m. a.

Bei den Phanerogamen, besonders bei den Mono- und Dicotylen, findet man häufig Stellungsverhältnisse der Blätter und Seitensprosse (auch der Wurzeln) und Vereinigungen von Gliedern unter sich, welche in vorgerückteren Entwickelungszuständen oder bei fertiger Ausbildung den typischen, d. h. bei diesen Klassen gewöhnlichen Wachsthumsgesetzen und Stellungsverhältnissen scheinbar widersprechen, und bei welchen selbst die allgemeinsten Wachsthumsregeln, die wir bisher betrachtet haben, anscheinend keine Anwendung mehr finden. Es würde selbst einem denkenden und begabten Anfänger schwer werden, z. B. den Bau einer entfalteten Orchideenblüthe, einer Rosenblüthe, einer solchen von Lamium, Salvia und vieler anderer Blüthen, den Bau einer halb oder ganz reifen Feige, oder die Blattstellung in den Inflorescenzen der Asperifolien und Solaneen u. s. w. auf die Regeln zurückzuführen, welche wir in diesem Kapitel als die allgemeinsten behandelt haben. Die Entwickelungsgeschichte zeigt aber, dass auch solche Fälle sich denselben unterordnen, dass die Absonderlichkeiten derartiger Gebilde erst in späteren Entwickelungszuständen hervor-

1) Nach Warming sind auch diese metamorph. Zweige.

2) Vergl. H. v. Mohl: über den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen. Tübingen 1827.

3) Vergl. II. Buch: die Farne, und III. Buch: über die physiol. Bedeutung der Ranken und schlingenden Stämme.

treten, oder doch so, dass sie eine Subsumption unter allgemeinere Regeln gestatten. Die Abweichungen von diesen werden dadurch bewirkt, dass frühzeitig bei der Entwickelung solcher Gebilde einzelne Theile aufhören zu wachsen, andere eine bedeutende Förderung erfahren, oder dadurch, dass anfangs gesonderte Theile verschmelzen. Obgleich es ganz unmöglich ist, allgemeine Regeln für das Zustandekommen unregelmässig scheinender Bildungen zu geben, so lassen sich doch die dabei am häufigsten mitwirkenden Ursachen hervorheben; sie können als **Verschiebung**, **Verwachsung** und **Abortus** (Unterdrückung, Fehlschlagen) bezeichnet werden. Sehr häufig sind die beiden ersten gleichzeitig wirksam und bei vielen Blüthen vereinigen sie sich mit dem Abortus, um schwer verständliche Organcomplexe zu erzeugen. Es gehört zu den schönsten Aufgaben der von klaren Begriffen ausgehenden Morphologie, solche scheinbare Ausnahmen auf allgemeinere Bildungsgesetze zurückzuführen, und ganz besonders die Erkenntniss der natürlichen Ver-

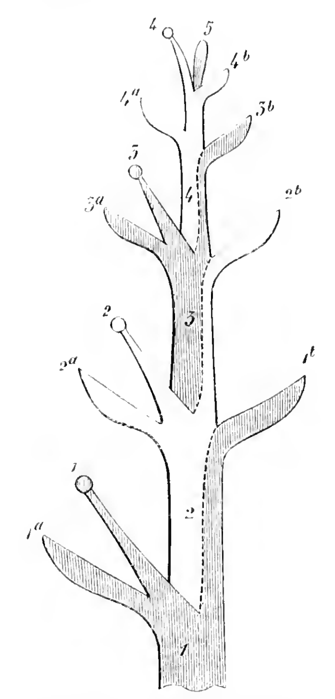



Fig. 157. Schema für die Verwachsung von Blättern mit den Axentheilen ihrer Axelsprosse nach Nägeli und Schwendener (»Mikroskop«).

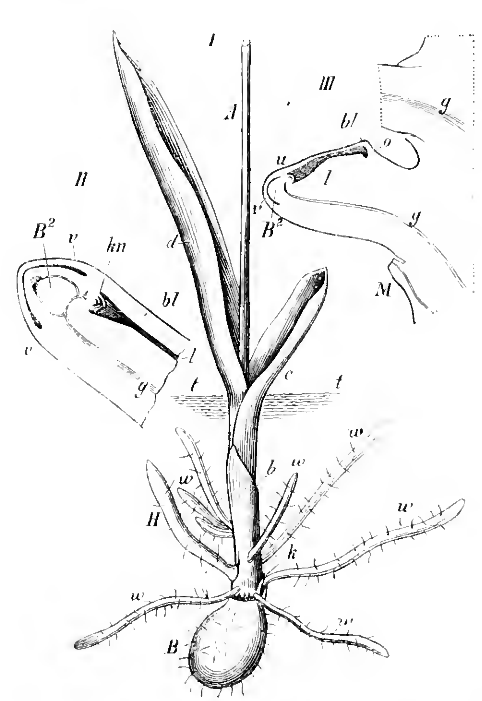



Fig. 158. Herminium Monorchis nach Thilo Irmisch (Biologie und Morphologie der Orchideen. Leipzig 1853).

wandtschaft, die Feststellung der typischen Eigenschaften ganzer Klassen, Ordnungen und Familien hängt davon ab. — Da diese verwickelten Erscheinungen indessen fast ausschliesslich bei den Angiospermen und an diesen ganz vorwiegend in den Blüthen und Blüthenständen auftreten, so wird ihre ausführlichere Darstellung erst bei der Characteristik dieser Klassen am rechten Ort sein; jedoch mögen hier die Begriffe Verschiebung, Verwachsung und Abortus vorläufig an einigen Beispielen veranschaulicht werden.

Die schematische Figur 157 zeigt ein sympodial ausgebildetes, aus axillärer Sprossung hervorgehendes Verzweigungssystem; sei 1, 1 der erste Spross mit seinen beiden Blättern $1^a$ und $1^b$, in der Axel des Blattes $1^b$ entwickelt sich der Spross 2, 2 mit den beiden Blättern $2^a$ und $2^b$; in der Axel seines Blattes $2^b$ entsteht wieder der geförderte Seitenspross 3, 3 mit seinen Blättern $3^a$ und $3^b$ u. s. w. Die Stammtheile der auseinander hervorgehenden Sprosse

1, 2, 3, 4 . . bilden eine gerade Scheinaxe (Sympodium), mit der besonderen Eigenthümlichkeit, dass jedesmal das Mutter- oder Stützblatt, in dessen Axel sich der geförderte Seitenspross entwickelt, mit diesem verwächst und an ihm eine Strecke hinaufgeschoben wird. — Bezeichnen die kugeligen Endigungen 1, 2, 3, 4 unserer Figur Blüthen, so wäre das Ganze geeignet, den Blüthenstand mancher Solaneen schematisch zu versinnlichen, denkt man sich die Blätter 1ª, 2ª, 3ª, 4ª hinweg, so könnte das Schema für die Hauptzweige der Inflorescenz der Sedumarten gelten; nähme man dagegen an, dass noch jedesmal in den Blattaxeln von 1ª, 2ª, 3ª, 4ª ein geförderter Seitenspross in derselben Art mit Verschiebung des Mutterblatts wie auf der anderen Seite entstände, so würde dies die Verzweigung und Blattstellung von Datura schematisch vereinfacht wiedergeben.

Verwickelter sind die Verhältnisse bei Fig. 158, wo *I* den unteren Theil einer eben blühenden Pflanze von Herminium Monorchis darstellt; *tt* ist die Bodenoberfläche, was tiefer liegt, also unterirdisch; *B* ist eine kugelig angeschwollene Wurzel, über der sich der blättertragende Spross erhebt, welcher unter die dünnen Seitenwurzeln *w*, *w*, *w*, ferner ein scheidiges Niederblatt[1] *b* und zwei Laubblätter *c*, *d* erzeugt, weiter oben sich als dünner Schaft *A* erhebt, der am Gipfel eine Blüthentraube trägt. Wenden wir unsere Aufmerksamkeit ausschliesslich dem Gebilde *H* zu; es ist ein Spross, der die Ersatzknospe für das nächste Jahr enthält, denn die ganze Pflanze *A B* in *I* stirbt nach dem Abblühen ab, und im nächsten Jahr wird aus der in *H* enthaltenen Knospe eine eben solche Pflanze erzeugt. — *H* ist nun ein Axelspross des Niederblattes *b*, ein früherer Zustand ist in Fig. *III* dargestellt, wo *M* die mediandurchschnittene Basis des Blattes *b* bedeutet; *g* ist ein Fibrovasalstrang, der aus der Hauptaxe zur Ersatzknospe *u* hinläuft; *bl* ist das erste Blatt dieser Knospe *u*, das seinen Rücken der Mutteraxe zukehrt und eine niedrige Scheide darstellt, welche die folgenden Blätter der Knospe *u* umfasst; $B^2$ ist die junge Knollenwurzel mit ihrer Wurzelscheide *r*. Um nun die bereits stattgefundene Verschiebung zu verstehen, denke man sich die ganze untere Partie zwischen *M* und *r* so verkürzt, dass $B^2$ ungefähr in die Gegend des Buchstaben *g* zu liegen kommt, auch denke man sich gleichzeitig die Knospe *u* nach *o* zurückversetzt; damit hätte man die normale Stellung der betreffenden Theile von *H*, und man begreift, dass der Kanal *l*, den die Basis des Blattes *bl* umschliesst, eine Folge des schief nach aussen gerichteten Wachsthums des zwischen *o* und *u* liegenden Gewebes ist; dass die Wurzelscheide *r* eigentlich ein Theil der Oberfläche der Hauptaxe über *M* sein muss, und dass somit $B^2$ in dem Gewebe der Mutteraxe unterhalb der Knospe *u* und seitlich an dem Fibrovasalstrang *g* entstanden ist; bei normaler Stellung der Knospe und Wurzel würde die Wachsthumsaxe der letzteren mit der der Knospe einen fast rechten Winkel bilden, während sie durch die Verschiebung in ihre rückwärts gehende Verlängerung fällt. — Das Wachsthum der zwischen *g* und *u* liegenden Gewebemasse schreitet nun in der eingeschlagenen Richtung fort, der ganze Seitenspross nimmt die in *H I*) dargestellte Form an; die hierbei noch ferner stattfindende Lagenveränderung der Theile ist durch Fig. *II* erläutert, wo *kn* die in *III* mit *u* bezeichnete Knospe, *bl* die noch mehr verlängerte Scheide des Blattes *bl* in *III* darstellt; der Kanal *l* ist der in die Breite gezogene Hohlraum des Blattes *bl*, der ohne jene Verschiebung ganz von der Knospe *u* (oder *kn*) ausgefüllt sein würde.

Um die folgende, sehr häufig vorkommende Verschiebung verständlicher zu machen, sei vorläufig auf Fig. 118 hingewiesen, welche zeigt, wie das Gewebe unterhalb des Scheitels durch sehr bedeutendes und früh eintretendes allseitig gleiches Dickenwachsthum sich so ausbreitet, dass die Fläche des Vegetationspunctes, die sonst konisch erhaben ist, fast eben wird; der Scheitelpunct kommt so in die Mitte einer Fläche, statt an die Spitze eines Kegels zu liegen; bei Helianthus bleibt dieses Verhalten ziemlich unverändert bei Entwickelung des Blüthenkopfes; die Abnormität steigert sich aber in vielen Fällen derart, dass der Scheitelpunct an der Basis einer tiefen Höhlung zu liegen kommt, deren Wand dadurch entsteht, dass ältere, eigentlich unter dem Scheitel liegende Gewebemassen sich vordrängen und

1) Ein erstes Niederblatt, in dessen Axel die Knospe *k* steht, ist nicht mehr sichtbar.

aufwärts wachsend den Scheitel selbst überwölben: so ist es z. B. bei der Bildung der Feige, die, wie Fig. 159 zeigt, ein metamorphosirter Zweig ist, dessen Scheitel bei *I*a noch beinahe eben, bei *II* schon durch einen blättertragenden Ringwulst überwallt, bei *III*a urnenförmig vertieft ist; der Scheitelpunct dieses Sprosses liegt hier am tiefsten Grunde der Höhlung, deren Innenseite eigentlich nur die Verlängerung der Aussenseite der Feige ist und dem entsprechend sehr zahlreiche Blüthen (exogene Seitensprosse) trägt. Bei der nahe verwandten Gattung Dorstenia bleibt die Feige offen, die Ränder des die kleinen Blüthen tragenden, kuchenförmigen Axenstückes wölben sich nicht zusammen.

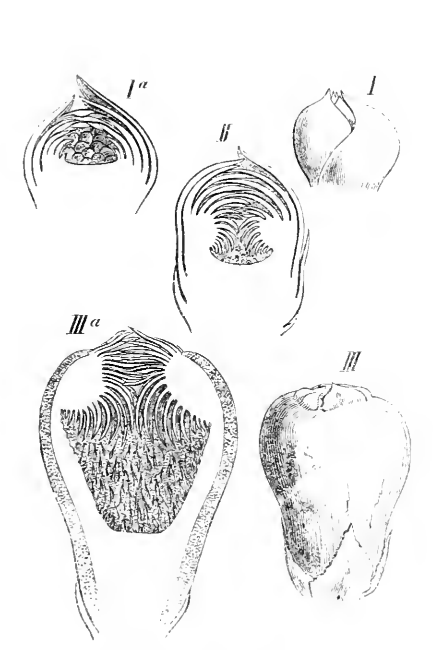



Fig. 159. Entwickelung der Feige von Ficus carica nach Payer (Organogénie de la fleur).

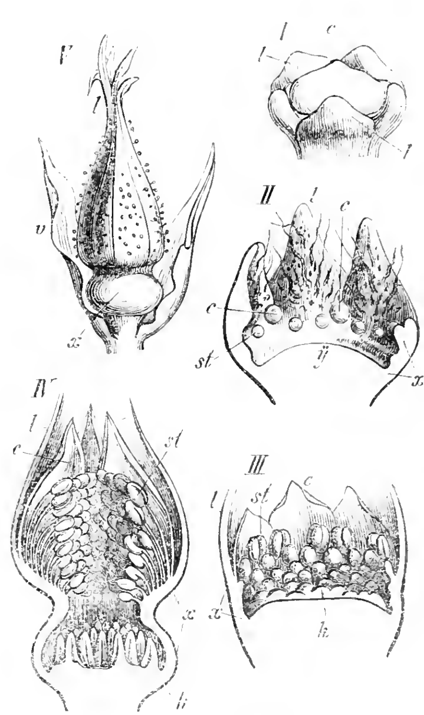



Fig. 160. Rosa alpina. Entwickelung der Blüthe nach Payer (Org. de la fleur).

Auf einem ganz ähnlichen Vorgang, wie die Bildung der gewöhnlichen Feige, beruht die Entstehung perigynischer Blüthen und der unterständigen Fruchtknoten. Fig. 160 versinnlicht dies an der perigynischen Blüthe einer Rose. *I* zeigt den noch sehr jungen Spross, der sich zu einer Rosenblüthe entwickeln soll, halb von oben und aussen gesehen; das Sprossende ist dick angeschwollen, es hat bereits die fünf Kelchblätter *l l* erzeugt, und die fünf mit ihnen alternirenden Corollenblätter sind bereits als kleine Höcker *c* sichtbar, zwischen denen die Scheitelregion der Blüthenaxe breit und flach erscheint. Während nun die Kelchblätter rasch heranwachsen, erhebt sich die Zone des Axengewebes, aus der sie entspringen, in Form eines Ringwalles *x x* in *II*, der sich oben später verengt, wie in *IV* sichtbar ist; es entsteht so ein urnenförmiges Gebilde, das unter dem Namen Hagebutte bekannt ist und zur Reifezeit durch seine rothe (oder gelbe) Färbung und sein pulpöses süsses Gewebe sich auszeichnet. Auch hier liegt der Scheitelpunct in der Mitte der Basalfläche der Höhlung, die Innenfläche der Urnenwand ist auch hier ein eingestülpter Theil der wirklichen Aussenseite der Blüthenaxe; dem entspricht auch die acropetale Folge der Entstehung der Blätter (die freilich gerade in diesem Falle nicht ganz streng, aber doch im Ganzen eingehalten wird). Es leuchtet ein, dass, wenn der Scheitelpunct bei *y* in *II* liegt, die Reihen-

folge der Blätter (hier Staubblätter *st* und Carpelle *k*) von oben nach unten als acropetale bezeichnet werden muss.

Wenn es überhaupt noch eines Beweises für das eben Gesagte bedürfte, so würde er durch die Entwickelungsgeschichte der Blüthen des mit den Rosen nahe verwandten Geum geliefert werden (Fig. 161); auch hier erhebt sich derjenige Theil der Blüthenaxe, welcher die Kelchblätter *l*, die Corolle *c* und die Staubfäden *a*, *a* trägt, in Form eines hohen Ringwalles, *y*, *y*; die Scheitelregion aber, welche bei Rosa ganz aufhört sich zu verlängern, erhebt sich hier noch einmal als konischer Körper *x*, der an seinem höchsten Punct den Scheitelpunct der Blüthenaxe trägt. Die Reihenfolge der Entstehung der Blattgebilde ist hier ebenfalls acropetal, und dem entsprechend entstehen die Staubfäden *a* auf der Innenseite der Axen *y*, *y* von oben nach unten, die darauf folgenden Carpelle an *x* von unten nach oben. Bei Geum und anderen Dryadeen schlägt sich zur Zeit der Befruchtung die Urne *y y* aus einander, ihr Rand wächst so stark im Umfang, dass sie sich flach, tellerartig ausbreitet und ihre Innenfläche zur Oberfläche der Ausbreitung wird, in deren Mitte sich das Gynophorum *x* als Kegel erhebt, der bei Fragaria später stark anschwillt, fleischig wird und die Erdbeere (eine Scheinfrucht, gleich der Hagebutte) darstellt.

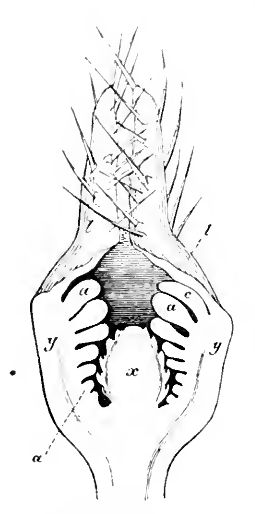


Fig. 161. Längsschnitt einer jungen Blüthe von Geum rivale.

Man sieht, dass die Bildung der Feige, der Hagebutte und des später flachen Blüthenbodens von Geum auf einer Verschiebung beruht, welche durch starke Wucherung solcher Gewebemassen bedingt ist, die als Zonen unter dem Vegetationspunct entstanden sind; von Verwachsung der Blattgebilde (wie es in der beschreibenden Botanik gewöhnlich aufgefasst wird), kann hier keine Rede sein. Auch die sogenannten verwachsenblättrigen Blumenkronen und Kelche der gamopetalen oder sympetalen Blüthen entstehen nicht durch Verwachsung; vielmehr entstehen die Blumenblätter (resp. Kelchblätter) auf dem breiten Ende des jungen Blüthenstiels als isolirte Protuberanzen in einem Quirl. Dass eine gamopetale Blumenkrone oder ein solcher Kelch später als eine Glocke erscheint, die am Rande nur so viele Zipfel hat, als Blätter da sein sollten, beruht nicht auf seitlicher Verschmelzung der Blattränder, sondern darauf, dass die ganze ringförmige Zone des jungen Blüthenbodens, welche die Corolle (resp. den Kelch) trägt, hervorwächst; der glockenförmige Theil hat also niemals aus isolirten Blättern bestanden, er ist das gemeinsame Basalstück, das gleich von vorn herein als Ganzes aus der Blüthenaxe hervorgeschoben wurde und am Rande die ursprünglichen noch isolirten Blätter als Zipfel der Glocke erkennen lässt. Umgekehrt verhält sich die Sache bei den Blattscheiden der Equiseten, wo ursprünglich ein Ringwall um die Axe hervortritt, aus welchem dann secundär die einzelnen Blattzipfel hervorsprossen; auch hier ist also die Scheide nicht aus vorher isolirten Stücken verwachsen, vielmehr sind die einzelnen Scheidenzipfel eher als Verzweigungen einer einheitlichen ringförmigen Blattanlage aufzufassen. Aehnlich ist es auch bei den Staubgefässbündeln, die man gewöhnlich als verwachsene Staubgefässe bezeichnet; es entstehen vielmehr ursprünglich ebenso viele Protuberanzen, als Staubfädenbündel erzeugt werden sollen; diese Protuberanzen sind selbst als die ursprünglichen Staubblätter aufzufassen, die dann nachträglich durch Verzweigung mehrere oder zahlreiche gestielte Antheren erzeugen (so z. B. bei Hypericum, Callithamnus u. m. a.) — Ueberhaupt sind Verwachsungen ursprünglich isolirter Theile selten; als Beispiele können gelten die verwachsenen unterständigen Fruchtknoten zweier opponirter Blüthen einer Inflorescenz von Lonicera alpigena, die zu einer grossen Scheinbeere verwachsenen Früchte von Benthamia fragifera, ferner die Verwachsung der beiden Narbenköpfe in der Blüthe von Asclepias unter sich und mit den Antheren; die Antheren der Compositen sind nicht verwachsen, sondern nur seitlich verklebt.

Viel häufiger als wirkliche Verwachsung kommt das Fehlschlagen bereits angelegter Glieder vor. So z. B. entstehen die »paarig« gefiederten Blätter der Leguminosen[1] als unpaarig gefiederte; das später fehlende Endblättchen ist anfangs in der Knospe sogar grösser als die Seitenblättchen, bleibt aber in der ferneren Entwickelung so zurück, dass es am fertigen Blatt nur noch als kleines Spitzchen den Ursprung der hochsten Seitenblättchen überragt; so verkümmert auch die ganze (verzweigte) Blattspreite vieler Acacien, die dann durch den in der Medianebene sich ausbreitenden Blattstiel (das Phyllodium) ersetzt wird. Noch vollständiger ist die Verkümmerung der Blätter, aus deren Axeln die Rispenzweige der Gräser entspringen, bei denen nicht selten auch ganze Blüthen verkümmern. Bei den diclinischen Phanerogamen beruht die Eingeschlechtigkeit der Blüthe meist auf Verkümmerung der Staubblätter in den weiblichen, der Carpelle in den männlichen Blüthen; zuweilen verkümmert von mehreren Staubblättern nur eines, wie bei den Gesneraceen (z. B. Columnea, wo es sich in ein kleines Nectarium verwandelt, ebenso bei den Fruchtblättern (z. B. Terebinthaceen). In all diesen Fällen ist das später verkümmernde Gebilde in der Knospe oder noch später wirklich vorhanden, hört aber dann auf, weiter zu wachsen; indessen zeigt die Vergleichung nahe verwandter Pflanzen, dass sehr häufig bestimmte Glieder in der Blüthe fehlen, deren Vorhandensein man nach der Stellung und Zahl der anderen und nach ihrem Vorkommen bei nahe verwandten erwarten dürfte, obgleich in solchen Fällen auch die frühesten Knospenzustände das fehlende Glied nicht aufweisen. Da man vom Standpuncte der Descendenztheorie aus annehmen darf, dass nahe verwandte Pflanzen aus einer gemeinsamen Stammform entstanden sind, so kann man in solchen Fällen das fehlende Glied ebenfalls als ein abortirtes betrachten, nur ist hier der früher einmal eingetretene Abortus so vollständig und so erblich geworden, dass selbst die erste Anlage des betreffenden Gliedes unterbleibt. Das Verständniss vieler Blüthen und die Zurückführung verschiedener Blüthenformen auf gemeinsame Typen hängt oft von der Ergänzung derartiger abortirter Glieder ab, worauf wir im II. Buch bei der Behandlung der Phanerogamen ausführlich zurückkommen.

§ 29. **Fortpflanzung, Sexualorgane, Generationswechsel.** Die Fortpflanzung oder Erzeugung neuer Individuen wird im Allgemeinen dadurch vermittelt, dass sich von einem Pflanzenindividuum Theile ablösen, die im Stande sind, zunächst neue Ernährungsorgane zu bilden und dann so weiter zu wachsen, dass nach und nach alle Lebenserscheinungen der Mutterpflanze wiederholt werden. Da dieselbe Pflanze gleichzeitig oder nach einander viele Fortpflanzungsorgane bilden kann, so ist mit der Fortpflanzung auch, wenigstens der Möglichkeit nach eine Vermehrung der Individuen gegeben, insofern nämlich unter günstigen Lebensbedingungen zahlreiche Nachkommen einer Mutterpflanze wirklich zur Entwickelung gelangen; da jedoch alle Orte der Erdoberfläche, an welchen überhaupt Pflanzen wohnen können, bereits mit Vegetation bedeckt sind, so kommen im Allgemeinen von den zahlreichen Nachkommen doch nur so wenige zur vollen Entwickelung, dass der vorhandene Bestand im Grossen und Ganzen von Jahr zu Jahr eben erhalten bleibt. Wir werden im dritten Buch sehen, welch wichtige Folgerungen aus dieser Thatsache für den Kampf um das Dasein und die dadurch bewirkte Entstehung neuer Pflanzenformen sich ergeben. Hier betrachten wir einstweilen nur die wichtigsten morphologischen Verhältnisse der Fortpflanzungsorgane.

Die zum Zweck der Fortpflanzung abgesonderten Theile sind sehr verschiedener Art; häufig zumal bei den kryptogamischen Pflanzen sind es einzelne Zellen, Sporen, Brutzellen, Gonidien, Eizellen, Spermatozoiden — seltener kleine Com-

1) Hofmeister: allgem. Morphologie, p. 546.

plexe von wenigen, gewebeartig verbundenen Zellen, wie die Brutknospen der Marchantien — bei höher organisirten Pflanzen kommt es häufig vor, dass Sprosse, d. h. mit Blättern besetzte Axentheile, im Knospenzustand sich von selbst ablösen, dann Wurzeln schlagen und selbständig weiter wachsen: solche Brutknospen finden sich z. B. bei manchen Laubmoosen, vielen Farnen, bei Lilium bulbiferum, manchen Alliumarten u. v. a. — Sehr häufig können ganz beliebige Pflanzentheile, abgeschnittene Stücke von Blättern, Stengeln, Wurzeln zufällig zu Fortpflanzungsorganen werden, insofern sie unter günstigen Lebensbedingungen im Stande sind, Adventivknospen und durch diese neue Pflanzenstöcke zu bilden. — Bei den Phanerogamen endlich sind die normalen Fortpflanzungskörper die Samen, in denen sich schon vor der Abtrennung von der Mutterpflanze eine neue Pflanze mehr oder minder weit ausbildet, so dass bei der Keimung des Samens zunächst nur eine Vergrösserung der schon vorhandenen Theile: Wurzel, Stengel und Blätter nöthig ist.

Nicht selten treten Fortpflanzungsorgane gewissermaassen zufällig auf, womit wir uns hier jedoch nicht weiter befassen wollen, um unsere Aufmerksamkeit vielmehr auf diejenigen Fälle zu richten, wo die Bildung der Fortpflanzungsorgane als ein nothwendiges Glied in der Kette der Vegetationserscheinungen auftritt, wo sie gewissermaassen zur Architektonik des Pflanzenkörpers nothwendig gehört. Diese normalen, übrigens sehr verschiedenen Fortpflanzungsorgane lassen sich zunächst in zwei Hauptgruppen eintheilen, nämlich in geschlechtliche (sexuelle) und ungeschlechtliche.

Ungeschlechtlich ist die Fortpflanzung, wenn der sich ablösende Theil für sich allein, ohne Mithilfe eines anderen Organes im Stande ist ein neues Individuum zu erzeugen, wie z. B. die Sporen der Hutpilze, der Farnen, die Brutknospen der Lebermoose, die meisten Schwärmzellen der Algen.

Geschlechtlich oder sexuell ist dagegen die Fortpflanzung, wenn jedesmal zwei, ausdrücklich zu diesem Zweck erzeugte Organe zusammen wirken, um ein Produkt zu erzeugen, aus welchem sofort, oder nach weiterer Vermittelung ein oder mehrere neue Individuen hervorgehen. So mannigfaltig auch die Organe der geschlechtlichen Fortpflanzung im Pflanzenreiche gebildet sind und so complicirt oft, bei höheren Pflanzen besonders, die Vorbereitung des Sexualactes sich gestaltet, so handelt es sich schliesslich doch immer darum, dass im Sexualact zwei Zellen von möglichst einfacher Art in Verbindung treten, mit einander gänzlich verschmelzen oder doch eine theilweise Vermischung ihres Inhaltes eintreten lassen, um die weitere Entwickelung einzuleiten: Das Wesen der Sexualzellen spricht sich eben darin aus, dass jede einzelne für sich einer weiteren Entwickelung unfähig ist, welche dagegen durch das Zusammenwirken beider eingeleitet wird.

Nur auf den niedersten Stufen der vegetabilischen Organisation, bei einigen Algen und Pilzen kommt es vor, dass die beiden, den Sexualact ausführenden Zellen an Grösse, Gestalt und stofflicher Beschaffenheit einander gleich oder doch sehr ähnlich sind; in diesem Falle nennt man die Vereinigung eine Conjugation oder Paarung und die daraus entstehende keimfähige Zelle heisst Zygospore. In allen anderen Fällen sind die beiden, im Geschlechtsact zusammenwirkenden Zellen in Grösse, Form und materieller Beschaffenheit auffallend verschieden von einander, es zeigt sich dabei, dass die eine der beiden Zellen, die männliche, ein

nur sehr geringes Quantum von Stoff auf die andere überträgt und dadurch auf diese anregend einwirkt, während diese, die weibliche Zelle, ihrerseits die bei Weitem grössere Quantität des Materials schon besitzt, aus welchem die durch den Sexualact angeregte Entwickelung wenigstens anfangs bestritten wird. Abgesehen von einigen verwickelteren Fällen, die wir bei den Algen und Pilzen kennen lernen werden, lässt sich das Verhältniss der beiden Sexualzellen noch deutlicher so bezeichnen, dass die männliche beweglich ist, um den Befruchtungsstoff auf die andere zu übertragen, und ist ihre Bewegung eine autonome, so führt sie den Namen Spermatozoid, so bei den meisten Kryptogamen: bei den Phanerogamen dagegen löst sich die männliche Zelle (das Pollenkorn) zwar ab, muss aber durch fremde Kräfte und später durch eigenes Wachsthum den befruchtenden Stoff an die rechte Stelle bringen. Die weibliche Zelle, welche durch die genannten Mittel befruchtet wird, bleibt ruhig an dem Ort ihrer Entstehung liegen, oder sie wird höchstens, wie bei den Fucaceen, passiv ausgestossen, sie ist, abgesehen von den obengenannten Fällen, immer eine hautlose Primordialzelle und wird in diesem Zustand als die Eizelle (Oosphaere, Keimbläschen) bezeichnet; nach der Befruchtung umgiebt sie sich mit einer Zellhaut und bildet entweder sofort oder nach längerer Ruheperiode eine Keimpflanze oder Organe, aus denen später Keimpflanzen hervorgehen. Manche nicht unerhebliche Abweichungen von diesem Schema werden wir bei der Klasse der Carposporen unter den Thallophyten kennen lernen; doch liegt das wesentliche Moment auch bei ihnen darin, dass die männliche Zelle nur anregend wirkt, während die weitere Entwickelung von dem weiblichen Organe allein ausgeht.

Die morphologischen Verhältnisse der Sexualorgane zeigen, wenn wir das ganze Pflanzenreich vergleichend betrachten, sehr erhebliche Verschiedenheiten, mit der Eigenthümlichkeit jedoch, dass immer bei grösseren Pflanzengruppen die Morphologie der Geschlechtsorgane in den wesentlichsten Puncten völlig übereinstimmt, wenn auch die anatomischen Verhältnisse der Vegetationsorgane, Habitus und Lebensweise der betreffenden Pflanzen sehr verschieden sind. Wir werden daher im zweiten Buch bei der Charakteristik der Pflanzenklassen unsere Aufmerksamkeit ganz speciell der Morphologie der Sexualorgane zuzuwenden haben und hier mag es genügen, die allgemeinsten Begriffe der Fortpflanzungsorgane überhaupt einleitend für das Folgende definirt zu haben.

Bei manchen Pflanzen findet sich nur e i n e Art von Fortpflanzung, entweder nur die ungeschlechtliche, wie bei manchen der einfachsten Algen und Pilze, oder nur die sexuelle, wie bei den Conjugaten.

Bei den meisten Pflanzen werden dagegen gleichzeitig oder nach einander ungeschlechtliche und sexuelle Fortpflanzungsorgane erzeugt. Beide Arten der Fortpflanzung können dann an demselben Individuum auftreten (Vaucheria, Eurotium) oder auf verschiedene Individuen vertheilt sein. In beiden Fällen sondert sich der gesammte Entwickelungsprozess in zwei scharf geschiedene Abschnitte, nämlich so, d a s s a m E n d e d e s e i n e n L e b e n s a b s c h n i t t e s S e x u a l o r g a n e g e b i l d e t w e r d e n, d u r c h d e r e n B e f r u c h t u n g d e r z w e i t e A b s c h n i t t d e r E n t w i c k e l u n g e i n g e l e i t e t w i r d, d e r d a n n m i t d e r B i l d u n g v o n u n g e s c h l e c h t l i c h e n S p o r e n a b s c h l i e s s t. Einen solchen Entwickelungsgang nennt man nach der Analogie mit gewissen Vorgängen im Thierreich einen G e n e r a t i o n s w e c h s e l, eine Bezeichnung, welche zumal

in solchen Fällen sich rechtfertigt, wo in jedem oder einem der beiden genannten Lebensabschnitte auch noch Vermehrung der Individuen durch Brutkörner oder Brutknospen eingeleitet werden kann, so also, dass jeder einzelne Lebensabschnitt sich als eine besondere geschlechtliche oder ungeschlechtliche Generation darstellt.

Wir wollen, da es sich hier um etwas schwierige, dem gewöhnlichen Leben fremdartige Erscheinungen handelt, das Wesen des Generationswechsels an einigen möglichst klaren Beispielen verdeutlichen.

Sehr anschaulich tritt z. B. der Generationswechsel bei den Farnkräutern auf: der Pflanzenkörper nämlich, den man gewöhnlich ein Farnkraut nennt, repräsentirt blos den zweiten Abschnitt im Entwickelungsprozess dieser Pflanzen: das Farnkraut im gewöhnlichen Sinne besteht aus einem Stamm, der echte Blätter und Wurzeln bildet; auf den Blättern entstehen kleine Kapseln, in welchen auf ungeschlechtlichem Wege Sporen gebildet werden. Diese Sporen erzeugen durch ihre Keimung aber nicht etwa wieder Farnkräuter, sondern aus jeder Spore entsteht ein kleines Pflänzchen von höchst einfacher Structur, welches sich aber selbständig ernährt, es ist ein blattähnlicher Thallus mit Wurzelhaaren. Dieses Pflänzchen, welches als Prothallium bezeichnet wird, kann sich unter Umständen durch Brutknospen vermehren, es kann also aus einer Spore eine ganze Generation von Prothallien entstehen, die sich somit wie selbständige Pflanzen verhalten, obgleich jedes Prothallium nur die erste Entwickelungsstufe oder den ersten Lebensabschnitt eines Farnkrautes darstellt. Endlich erzeugen nämlich die Prothallien Geschlechtsorgane und aus der Eizelle des weiblichen Organs entsteht ein Embryo, der wieder zu einem Farnkraut mit ächten Wurzeln und Blättern heranwächst; auch in diesem Zustand ist das Farnkraut einer unmittelbaren Vermehrung fähig, indem es Brutknospen bildet, aus denen unmittelbar Farnkrautpflanzen erwachsen, bis die normale Entwickelung wieder mit der Erzeugung von Sporen abschliesst. Ganz ähnlich wie bei den Farnen verhält es sich auch bei den Schachtelhalmen, den Ophioglosseen: bei den Selaginellen bildet sich das Prothallium jedoch im Inneren der Spore, diese Klasse bildet daher den Uebergang zu den Phanerogamen, wo das Prothallium ganz rudimentär in einem sporenähnlichen Gebilde, dem Embryosack, innerhalb der Samenknospe aufzufinden ist, so dass hier der Generationswechsel, der bei den Farnen so klar hervortritt, nur noch durch sorgfältigste Vergleichung mit den höchst entwickelten Kryptogamen erkannt werden kann (vergl. die betreffenden Kapitel des II. Buches).

Nicht minder klar, wie bei den Farnen, aber in ganz anderer Form spricht sich der Generationswechsel bei den Moosen aus: ein Laubmoos in dem Zustand, wie es gewöhnlich vorgefunden wird, besteht aus einem mit zahlreichen Blättern besetzten Stämmchen und zahlreichen Wurzelhaaren; diese belaubte Pflanze bildet jedoch nicht, wie bei den Farnen, Sporen, sondern sie kann sich durch Brutknospen verschiedener Art vermehren; endlich aber bildet sie wie das Prothallium der Farne Geschlechtsorgane und aus der befruchteten Eizelle entsteht ein Embryo, der zwar nicht organisch verbunden ist mit der Moospflanze, aber auf ihr sitzen bleibt, seine Nahrung aus ihr zieht und endlich zu einer langgestielten Kapsel sich ausbildet, die in ihrem Inneren zahlreiche Sporen bildet. Auf einer und derselben Moospflanze können gleichzeitig und nach einander viele solche gestielte Kapseln d. h. ganze Generationen entstehen. Der Entwickelungslauf

einer Moospflanze gliedert sich demnach in zwei scharf geschiedene Abschnitte, nämlich in die Bildung eines belaubten Stämmchens, welches Sexualorgane erzeugt, und in die Entstehung jener gestielten Kapseln aus den Eizellen der weiblichen Befruchtungsorgane. Bei den Moosen ist die zweite Generation, nämlich die gestielte Kapsel, nicht im Stande, unmittelbar aus sich selbst ihres Gleichen zu erzeugen, wie dies bei den Farnkräutern durch Brutknospung möglich ist; sie beschränkt sich darauf Sporen zu bilden, und indem die Spore sich entwickelt, erzeugt sie zunächst einen Vorkeim (das Protonema), der zuweilen lange Zeit fortvegetirt, sogar durch Brutkörner sich fortpflanzen kann, bis an ihm wieder ächte, beblätterte Moosstämmchen erscheinen, die ebenfalls durch Brutknospen vermehrungsfähig sind.

Auch bei den Thallophyten begegnen wir dem Generationswechsel in verschiedenen Formen; besonders deutlich tritt derselbe bei einigen genau bekannten Pilzen aus der Abtheilung der Ascomyceten hervor, so z. B. bei dem gemeinen Schimmel Penicillium glaucum, welcher in der gewöhnlichen Form seines Auftretens eben nur die erste Generation oder den ersten Entwickelungsabschnitt im Leben dieses Pilzes darstellt. Während dieser ersten Entwickelungsphase bildet das Vegetationsorgan, das sogenannte Mycelium, auf besonderen Zweigen zahllose Brutzellen (Conidien), durch welche sich der Pilz in diesem Entwickelungszustand immerfort vermehren kann. Wird jedoch die übermässige Entwickelung dieser Brutzellen durch Luftabschluss verhindert, so entstehen, wie Brefeld gezeigt hat, an dem üppig vegetirenden Mycelium Geschlechtsorgane und in Folge der Befruchtung bildet sich ein Körper von ganz anderer Art, eine kleine Trüffel nämlich, innerhalb welcher zuletzt in eigenthümlich geformten und sehr zahlreichen Schläuchen Sporen entstehen, die ausgesäet wieder jenes Mycelium mit seinen pinselförmigen Conidienträgern erzeugen. Das Mycelium dieses Pilzes (und streng genommen aller Pilze) entspricht also als erste Entwickelungsstufe dem Prothallium der Farne oder auch dem belaubten Moospflänzchen und alle drei können als Geschlechtsgenerationen bezeichnet werden, da ihre normale Entwickelung mit der Bildung von Geschlechtsorganen abschliesst. In allen drei Fällen kann die Geschlechtsgeneration (Prothallium, Moospflanze, Mycelium), bevor sie Geschlechtsorgane hervorbringt, sich durch Brutknospen resp. Brutzellen vermehren. Die aus der Befruchtung hervorgehenden kleinen Trüffeln unseres Pilzes entsprechen als zweite Entwickelungsphase derselben sowohl der gestielten Kapsel der Moose, wie auch dem ausgebildeten Farnkraut[1]), in allen drei Fällen resultirt aus der zweiten Generation eine grosse Zahl von Sporen, aus welchen der ganze Entwickelungsgang sich wiederholen kann; wie bei den Farnkräutern ausser den Sporen auch Brutknospen entstehen, so bilden sich an der kleinen Trüffel des Penicillium gelegentlich auch pinselförmige Träger mit Brutzellen. Um auch diese zweite Entwickelungsphase bei verschiedenen Pflanzengruppen übereinstimmend zu bezeichnen, können wir ihr den Namen der sporenbildenden Generation geben, wenn wir nämlich die Conidien des Penicillium, wie die Brutzellen der Thallophyten überhaupt, von dem Begriff der ächten Sporen ausschliessen (vergl. die Einleitung zu den Thallophyten).

1) Nennt man bei Penicillium die kleine Trüffel den Fruchtkörper, oder die Frucht des Mycelium, so ist in demselben Sinne auch die gestielte Mooskapsel eine Frucht und ebenso ist das Farnkraut die Frucht des Prothallium.

Vergleichen wir nun in den drei beschriebenen Beispielen des Generationswechsels die Organisation der ersten oder sexuellen mit der zweiten oder sporenbildenden Generation, so zeigt sich, dass die durch den Sexualact entstandene zweite Generation höher und vollkommener organisirt ist als die erste und daher auch in dieser Beziehung den eigentlichen Abschluss des Entwickelungsprozesses darstellt. So finden wir bei Penicillium die erste Generation in Form eines sogenannten Myceliums ausgebildet, welches aus gegliederten, dünnen, verzweigten Fäden besteht, während die zweite Generation einen compacten Gewebekörper von complicirter Struktur darstellt. Bei den Moosen beginnt die erste Generation mit einem Vorkeim, welcher ähnlich einem Mycelium aus verzweigten, gegliederten Zellenfäden besteht; hier schreitet jedoch schon die erste Generation zu höherer Ausbildung fort, insofern aus dem Protonema blättertragende Moosstämmchen hervorsprossen, deren histologische Struktur jedoch sehr einfach ist im Vergleich mit der weitergehenden Differenzirung der Sporenkapsel der zweiten Generation. Noch auffallender gestaltet sich das Verhältniss bei den Farnen, wo die erste Generation, das Prothallium, aus einer äusserlich kaum gegliederten Gewebeplatte besteht, während die zweite Generation, das eigentliche Farnkraut, eine sehr hoch organisirte Pflanze ist, äusserlich in Stamm, Blatt und Wurzel gegliedert, während die Gewebe in drei scharf geschiedene Systeme, Haut, Grundgewebe und Fibrovasalstränge sich differenziren.

Geht man von den Algen und Pilzen aus, durchläuft man dann die Klassen der Moose, Farnen, Equiseten, dann die der Lycopodiaceen und endlich die der Phanerogamen, so bemerkt man, dass im Generationswechsel die erste Generation an Bedeutung und Selbständigkeit immer mehr verliert, während die Ausbildung der zweiten Generation immerfort zunimmt, so dass endlich bei den Phanerogamen die erste Generation gar nicht mehr als selbständig vegetirende Pflanze auftritt, sondern als eine besondere Gewebemasse, im Befruchtungsorgane der zweiten als sogenanntes Endosperm erscheint, welches neben dem Embryo die Höhlung der Samenschale ausfüllt. Im Gegensatze dazu ist am Anfang der Reihe die erste (sexuelle) Generation allein als vegetirende Pflanze ausgebildet, die zweite Generation dagegen erscheint als Fruchtkörper (Sporenfrucht) an jener und im einfachsten Falle ist diese durch eine einzige durch Befruchtung entstandene Spore vertreten, wie in der Einleitung zu den Thallophyten dargelegt werden soll.

Wenn wir nun den oben geschilderten Entwickelungslauf als Generationswechsel bezeichnen, so wird jeder der beiden Entwickelungsabschnitte für sich den Namen einer Wechselgeneration verdienen. Jede Wechselgeneration kann, wie wir gesehen haben, durch Brutknospen oder Brutzellen sich unmittelbar regeneriren, so zwar, dass aus den Brutknospen der ersten Generation wieder sofort Gebilde von derselben Art entstehen und ebenso kann sich die zweite Generation durch Brutknospen unmittelbar regeneriren. Je nach der betreffenden Pflanzenklasse kann aber auch diese gleichartige Regeneration in der einen oder andern Wechselgeneration fehlen.

Fassen wir nun, wie es hier geschieht, die beiden Wechselgenerationen als zwei einander nothwendig ergänzende Entwickelungsstufen der betreffenden Pflanze auf, so zeigt sich, dass erstens der ganze Entwickelungsgang einer Pflanze zweimal mit der einfachen Zelle beginnt; einmal nämlich beginnt die Entwickelung mit der Spore, um die erste Generation zu bilden, das zweite Mal beginnt

sie mit der Eizelle im weiblichen Organ, um die zweite, Sporen erzeugende Generation hervorzubringen. Zweitens finden wir, dass neben diesen beiden Anfängen aus Spore und Eizelle, welche durch den vollständigen Entwickelungslauf unter einander verbunden sind, noch eine nebensächliche Entwickelung eingeleitet werden kann, insofern jede der beiden Generationen, wie erwähnt, unmittelbar sich zu regeneriren im Stande ist; zum Unterschied von den ächten Sporen, mit denen die Entwickelung der zweiten Generation abschliesst, bezeichnen wir alle Fortpflanzungsorgane, welche eine gegebene Generation unmittelbar regeneriren, als Brutzellen oder Brutknospen. Eine Spore in unserem Sinne des Worts entsteht aus der zweiten, ungeschlechtlichen Generation und erzeugt durch Keimung die erste Generation; eine Brutknospe dagegen oder eine Brutzelle kann sowohl an der ersten, wie an der zweiten Generation entstehen: ist die Brutzelle an der ersten Generation entstanden, so erzeugt sie wieder die erste Generation, ist sie an der zweiten Generation entstanden, so erzeugt sie wieder die zweite. Wir können dieselbe Thatsache auch folgendermaassen aussprechen: die Sexualzellen und ächten Sporen in unserem Sinne bezeichnen die Wendepuncte im Generationswechsel, sie sind nicht eigentlich Regenerationsorgane, da aus ihnen jedesmal etwas Anderes hervorgeht, als das, woraus sie unmittelbar entstanden sind: die Spore des Farnkrauts z. B. erzeugt ein Prothallium, die Eizelle des Prothalliums ein Farnkraut; ebenso erzeugt die Spore aus der kleinen Trüffel des Penicillium nicht wieder einen trüffelartigen Fruchtkörper, sondern ein fadiges Mycelium, an welchem aus der Befruchtung der weiblichen Zelle wieder die kleine Trüffel entsteht. Dagegen sind die Brutkörner, Brutzellen oder Brutknospen Organe der unmittelbaren Regeneration, durch sie wiederholt sich der Entwickelungsprocess auf derselben Stufe: die Brutknospe z. B., die auf einem Farnkrautblatt entsteht, erzeugt kein Prothallium, sondern sofort wieder ein Farnkraut, ebenso erzeugen die Brutzellen (Conidien), welche auf Myceliumzweigen von Penicillium entstehen, durch ihre weitere Entwickelung nicht sofort etwa eine kleine Trüffel, sondern wieder ein dem vorigen gleiches Mycelium.

Der Generationswechsel, wie wir ihn hier beispielsweise an besonders eclatanten Beispielen kennen gelernt haben, tritt bei den einfachst organisirten Pflanzen, unter den Thallophyten noch gar nicht hervor, bei anderen, wo die ersten Andeutungen der Sexualität auftreten, zeigen sich die ersten Anfänge, bis endlich bei höher entwickelten Pflanzen der Generationswechsel mit aller Schärfe hervortritt.

a) Verschiedene Botaniker dehnen den Begriff des Generationswechsels viel weiter aus, als wir es hier gethan haben; man bezeichnet z. B. auch die Thatsache, dass bei den Phanerogamen aus einem mit Schuppen besetzten Rhizom Seitenzweige mit Laubblättern entspringen, dass ferner aus diesen andere Zweige hervorgehen, die sich als Blüthen ausbilden, und ähnliche Vorgänge mit dem Namen Generationswechsel. Es leuchtet ein, dass es sich hier und in anderen Fällen um eine ganz wesentlich andere Erscheinung in der Entwickelungsgeschichte handelt, als bei dem Generationswechsel im oben erklärten Sinn und genügt es vollkommen, Vorkommnisse der eben angedeuteten Art als Sprosswechsel zu bezeichnen. Der Sprosswechsel ist eine auch innerhalb engerer Pflanzengruppen sehr inkonstante Erscheinung, während dagegen der ächte Generationswechsel beinahe das ganze Pflanzenreich beherrscht und in der Art, wie er bei einzelnen Pflanzengruppen verläuft, eines der wichtigsten Argumente für die Aufstellung des natürlichen Systems darbietet, wie wir nun im zweiten Buche ausführlich nachweisen werden.

b) Die Lehre vom Generationswechsel in der hier vertretenen Form macht es sich zur Aufgabe, die Hauptabschnitte der Entwickelungsgeschichte aller Pflanzen, welche Sexualorgane erzeugen, auf ein einziges Schema zurückzuführen, welches seinen klarsten Ausdruck bei den Muscineen und Farnen findet, wo Hofmeister den Generationswechsel zuerst 1851 als solchen entdeckte; er war es auch, der zuerst die Samenbildung der Gymnospermen auf den Generationswechsel der Lycopodiaceen und durch diese auf das Schema der Farne und Muscineen zurückführte. — Unterdessen ist nun auch die Kenntniss der Entwickelung bei den Thallophyten so weit gefördert worden, dass es möglich ist, die Hauptzüge ihrer Entwickelung zu übersehen und mit denen der Muscineen und Gefässpflanzen zu vergleichen; diese oben bereits angedeutete, im Folgenden ausführlicher durchzuführende Vergleichung ergiebt nun, dass auch die Thallophyten sich auf das für jene geltende Schema, wonach die erste Entwickelungsphase mit der Bildung von Sexualorganen schliesst, und aus diesen die zweite, davon wesentlich verschiedene hervorgeht, die mit der Erzeugung ächter Sporen schliesst, zurückführen lassen. Es zeigt sich also, dass die Entwickelung aller Pflanzen, welche Sexualorgane bilden, zwei Hauptabschnitte erkennen lässt, welche wesentlich auf das Farnenschema zurückführbar sind, dass somit im ganzen Pflanzenreich nur eine Grundform des Generationswechsels, sofern derselbe durch Sexualorgane vermittelt wird, vorkommt.

# Zweites Buch.

# Spezielle Morphologie und Grundzüge der Systematik.

## Erste Gruppe.

## Die Thallophyten.

Unter diesem Namen werden die Algen, Pilze und Flechten zusammengefasst, weil ihr Vegetationskörper gewöhnlich einen Thallus darstellt, d. h. eine Differenzirung in Stamm, Blatt und Wurzel nicht oder nur andeutungsweise erkennen lässt; doch finden sich von den einfachsten, äusserlich nicht gegliederten Formen ausgehend in verschiedenen Abtheilungen der Thallophyten Uebergänge zu jener höheren Differenzirung und bei den höchst entwickelten Repräsentanten der einzelnen Abtheilungen geht die äussere Gliederung soweit, dass wir die Begriffe Blatt und Stamm bei ihnen ebenso gut anwenden können wie bei den höheren Pflanzen; eine ächte Wurzel in dem Sinne, wie bei den Gefässpflanzen, fehlt hier jedoch immer, wenn auch gewöhnlich Organe vorhanden sind, welche wir wenigstens als wurzelähnliche Gebilde oder Rhizoiden bezeichnen dürfen; sie unterscheiden sich jedoch immer durch den Mangel einer Wurzelhaube und durch die nicht endogene Verzweigung.

Wie die äussere beginnt auch die innere Gliederung der Thallophyten mit den denkbar niedersten Stufen, um sich durch zahllose Uebergänge zu immer vollkommeneren Zellen- und Gewebeformen emporzuschwingen: aber auch bei den höchst entwickelten begegnen wir noch nicht jener Differenzirung in scharf geschiedene Gewebesysteme, die wir bei den höheren Pflanzen als Haut, Grundgewebe und Fibrovasalstränge kennen gelernt haben; auch wo der Thallus aus sehr umfangreichen Gewebemassen besteht, fällt diese Homogenität des Gewebes auf (man beachte z. B. die innere Beschaffenheit grosser Pilze).

Trotzdem bieten uns die Thallophyten die mannigfaltigsten Beispiele dafür, wie von den einfachsten organischen Formen ausgehend der Gestaltungsprozess auf den verschiedensten Wegen zu mehr und mehr gegliederten, innerlich und äusserlich vollkommeneren Formen übergeht. Auf seiner einfachsten Bildungsstufe besteht der ganze Vegetationskörper aus einer einzigen kleinen Zelle, deren Haut glatt, dünn und einfach gerundet einen Inhalt umschliesst, in welchem Protoplasma, Chlorophyll, Zellsaft u. a. nur undeutlich geschieden sind. Von hier aus-

gehend kann die fortschreitende Vervollkommnung zunächst in einer einzigen Zelle sich vollziehen: indem diese sich vergrössert, oft Dimensionen erreicht, die sonst im Pflanzenreich unerhört sind, kann entweder die Differenzirung des Inhalts oder aber die der äusseren Form, der Verzweigung nämlich, vorwiegen. Oder das Wachsthum der Zellen wird von Zelltheilungen begleitet, der Thallus wird vielzellig, indem sich aus der einfachen Zelle je nach der Natur der Pflanze eine Zellenreihe oder ein gegliederter Faden, eine Zellenfläche oder einfache Gewebeschicht, oder endlich ein nach allen Seiten wachsender Gewebekörper bildet, Vorgänge, deren jeder einzelne wieder in zahlreichen Variationen auftritt.

Bei den einfacheren Thallophyten herrscht die Neigung, einen mehr oder minder grossen Theil ihrer Vegetationszeit in dem Zustand frei beweglicher, hautloser Primordialzellen zuzubringen, die den einfachsten Infusorienformen mehr oder minder ähnlich sind und selbst bis in die neuere Zeit mit solchen verwechselt wurden. Ja es kommt sogar vor, dass Zellen, welche bereits mit einer Zellstoffhaut umkleidet sind, und sogar Complexe zahlreicher solcher Zellen im Wasser schwimmend sich frei und längere Zeit bewegen. Doch werden diese beweglichen Zustände überall von längeren Ruheperioden unterbrochen, während welcher gewöhnlich Wachsthum und Massenzunahme stattfindet. Bei vielen höher entwickelten Thallophyten ist die freie Beweglichkeit jedoch nur auf die schwärmenden, männlichen Befruchtungselemente, die Spermatozoiden, beschränkt, und in vielen Fällen fehlt auch diese Bewegungsform.

Wie der Aufbau des Vegetationskörpers zeigt auch die Fortpflanzung bei den Thallophyten eine sehr weitgehende Verschiedenartigkeit, die mit den allereinfachsten Formen beginnt, um sich endlich zu Fortpflanzungsarten zu erheben, die so vollkommen und so verwickelt sind, wie wir sie selbst bei den höchsten Pflanzen kaum wiederfinden. Im einfachsten Fall scheint die Fortpflanzung geradezu mit der gewöhnlichen Zellenvermehrung zusammenzufallen: die den Vegetationskorper darstellende Zelle wächst, theilt sich endlich und jede Theilzelle lebt für sich weiter und verhält sich ebenso. Bei höher entwickelten Formen jedoch wächst der einzellige oder mehrzellige Thallus längere Zeit fort, gliedert sich innerlich und äusserlich, bis endlich an irgend einer Stelle eigenthümlich geformte Fortpflanzungszellen entstehen. Bei den allermeisten Thallophyten kommen geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung vor und bei den höheren Formen macht sich ein deutlicher Generationswechsel geltend. Fast immer ist das von der Mutterpflanze sich abtrennende Fortpflanzungsorgan eine einzelne Zelle, deren Ursprung, Bedeutung und Entwickelungsfähigkeit jedoch äusserst verschieden ist; es ist daher eine sehr unglückliche und nur historisch gerechtfertigte Namengebung, wenn man alle diese der Fortpflanzung dienenden Zellen als Sporen bezeichnet, es wird dadurch die Einsicht in den Entwickelungsgang der einzelnen Arten und die Vergleichung derselben bei verschiedenen Gruppen der Thallophyten auf das Aeusserste erschwert: die ganze unrichtige Lehre vom sogenannten Pleomorphismus der Pilze beruht ganz wesentlich auf einer mangelhaften Einsicht in die Natur der verschiedenen Fortpflanzungsorgane, welche man sämmtlich als Sporen bezeichnet. Wir werden hier, um der herrschenden Begriffsverwirrung möglichst vorzubeugen, die in § 29 des ersten Buches vorgetragenen Anschauungen über den Generationswechsel und das Verhältniss der

verschiedenen Fortpflanzungsorgane zu demselben unserer Darstellung zu Grunde legen. Ich gehe dabei von dem Sprachgebrauch aus, der die in den Sporangien der Farne und den Kapseln der Moose entstandenen Fortpflanzungszellen als Sporen bezeichnet; offenbar verdanken diese Sporen ihre Entstehung einem Vegetationsprozess, der durch den Geschlechtsact erst angeregt worden ist, insofern eben diese Sporen aus der zweiten Generation hervorgehen, welche aus der Eizelle der ersten Generation entsteht; übertragen wir diese Vorstellung zunächst auf die höchst entwickelten Thallophyten, welche einen deutlichen Generationswechsel zeigen z. B. auf die Ascomyceten, so sahen wir schon im § 29, dass die Ascosporen von Penicillium das Resultat eines Vegetationsvorganges sind, der erst durch die Sexualorgane des Myceliums hervorgerufen wurde und die Bildung des trüffelähnlichen Fruchtkörpers, der hier die zweite Generation darstellt, zur Folge hatte; insofern entsprechen also die Ascosporen dieses Pilzes durchaus den Sporen der Moosfrucht und des Farnkrauts. Denken wir uns nun aber, dass aus der Befruchtung der Sexualorgane nur ein ganz unbeträchtlicher Vegetationsprozess hervorgerufen wird, so erscheint die zweite Generation rudimentär als blosses Anhängsel der ersten und die Sporen selbst erscheinen als ein fast unmittelbares Produkt der Befruchtung, so ist es z. B. bei den Nemalieen (Fig. 164 C). Denken wir uns nun aber, dass nach der Befruchtung überhaupt gar kein Vegetationsprozess eintritt, die Bildung einer zweiten Generation im eigentlichen Sinne des Worts unterbleibt, so wird die befruchtete Eizelle selbst zur Spore werden, wie bei den Coleochaeteen, bei Vaucheria und den Oedogonieen, dann haben wir also in dieser ganz unmittelbar aus der Befruchtung hervorgehenden Spore ein Aequivalent für die ganze zweite Generation, sie ist im Sinne der Entwickelungsgeschichte gleichwerthig mit dem ganzen Fruchtkörper eines Ascomyceten, mit der ganzen Sporenkapsel eines Mooses u. s. w. Ganz dasselbe lässt sich für die aus der Conjugation hervorgehende Zygospore behaupten. Die Zygospore (z. B. der Mucorineen), die Oospore (z. B. der Vaucherien) repräsentirt uns also im morphologischen Sinne gewissermaassen die ganze zweite Generation bei derartigen Pflanzen. Wir können diese hier angedeutete, leicht weiter zu begründende Deduction in Kürze dahin zusammenfassen, dass wir sagen, die Spore im engeren Sinne des Wortes ist entweder ein ganz unmittelbares Produkt der Befruchtung (Zygospore, Oospore) oder das Produkt eines Vegetationsactes, der durch die Befruchtung hervorgerufen wird; dieser Vegetationsact ist unbedeutend z. B. bei Nemalion, den Erysipheen, er ist sehr weit ausgesponnen in solchen Fällen, wo aus der Befruchtung geradezu eine zweite Generation mit ihren Sporen hervorgeht, wie bei Penicillium und anderen Ascomyceten. Diese Auseinandersetzung zeigt zugleich, wie sich bei den Thallophyten die zweite Generation schrittweise aus dem Befruchtungsact als immer umfangreicher werdendes Gebilde hervorbildet. Für eine wissenschaftliche Nomenklatur aber, worauf es uns hier ankommt, gewinnen wir den Satz, dass wir als Sporen (wenn dieses Wort in demselben Sinne wie bei den Muscineen und Gefässkryptogamen gelten soll) nur solche Fortpflanzungszellen bei den Thallophyten bezeichnen sollten, welche so wie die Sporen der Muscineen und anderer Kryptogamen erst in Folge eines Befruchtungsactes entstehen, sei es unmittelbar, sei es vermittelt durch Vegetationsvorgänge, welche eine zweite Generation nach der Befruchtung darstellen, und so den gesammten Entwickelungslauf der Pflanze abschliessen. Alle anderen einzelligen und ungeschlecht-

lichen Fortpflanzungsorgane werden wir daher nicht Sporen, sondern Brutzellen nennen, wie es z. B. bei den Moosen längst geschieht.

Nach dieser vorläufigen Orientirung wollen wir nun die verschiedenen Arten der Geschlechtsorgane und der daraus hervorgehenden ächten Sporen, ohne oder mit Generationswechsel gebildet, näher charakterisiren. Ich unterscheide folgende drei Hauptformen oder Typen[1].

1) Die Conjugation und Zygosporenbildung: sie besteht darin, dass zwei Zellen von gleichartiger, wenn auch nicht immer gleicher Beschaffenheit mit einander verschmelzen und eine Fortpflanzungszelle erzeugen, welche als Zygospore bezeichnet wird: diese keimt erst nach längerer Ruhe und erzeugt alsdann entweder Brutzellen oder sofort eine Pflanze von derselben Art wie diejenige, an welcher die Conjugation stattfand. Ein Generationswechsel in unserem Sinne findet also nur insofern statt, als die Zygospore selbst die ganze zweite Generation repräsentirt.

Je nach der Natur der conjugirenden Zellen gewinnt der Vorgang der Zygosporenbildung ein sehr verschiedenes Ansehen. Den einfachsten Fall bietet die von Pringsheim entdeckte Conjugation der Schwärmzellen (Fig. 162 *A*), die während des Schwärmens paarweise mit ihren hyalinen Vorderenden sich erst berühren und nach und nach vollständig zu einer kugeligen Primordialzelle verschmelzen, welche sich mit einer Haut umgiebt und weiter wächst — um später schwärmende Zellen und aus diesen wieder Pflanzen der ursprünglichen Art zu bilden; diese aus der Zygospore entstandenen Schwärmer können als ächte Sporen im Sinne der Muscineen gelten; dann ist die Zygospore der Moosfrucht vergleichbar und andeutungsweise ein Generationswechsel vorhanden.

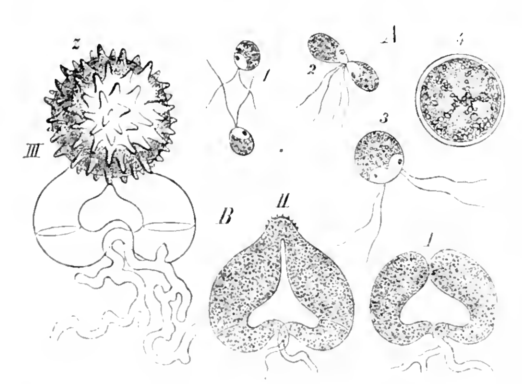


Fig. 162. Verschiedene Formen der Conjugation und Zygosporenbildung. *A* Paarung der Schwärmer von Pandorina. *B* Zygosporenbildung von Piptocephalis (nach Pringsheim und Brefeld). Entwickelungsfolge bei *A* nach den arabischen, bei *B* nach den römischen Zahlen.

— Etwas complicirter ist schon die Conjugation der Spirogyren, die man p. 10 Fig. 6 dargestellt findet; dort sind die conjugirenden Zellen von festen Häuten umgeben, sie treiben einander Auswüchse entgegen, die dann verschmelzen und einen Canal bilden, durch welchen der lebendige Inhalt der einen Zelle in die andere hinübergleitet, um mit deren Inhalt zu verschmelzen; der verschmolzene Protoplasmakörper umgiebt sich mit Zellhaut und wird so zur Zygospore, welche durch direkte Keimung wieder einen Spirogyra-Faden bildet. — Die Zygosporen-Bildung eines Zygomyceten wird durch Fig. 162 *B* erläutert: hier sind beide Zellen, indem sie durch Wachsthum verschmelzen, völlig gleichartig und unbeweglich und nur ein

1) Speziellere Nachweisungen über die in Folgendem genannten Thatsachen findet man weiter unten bei der Beschreibung der Algen und Pilze. Die hier angezogenen Thatsachen sind durch Pringsheim, De Bary, Thuret, Nägeli, Janczowsky, Brefeld u. a. gewonnen, hier aber z. Th. anders als von den Autoren gedeutet.

durch Querwände abgegrenzter Theil des vereinigten Inhalts erzeugt die dickhäutige Zygospore, welche nach längerer Ruhe keimt.

2) Oosporen-Bildung aus Oogonien; die beiden Sexualzellen sind wesentlich verschieden: die weibliche Eizelle oder Oosphaere ist immer eine hautlose Primordialzelle, gross und unbeweglich, sie entsteht in einer älteren Zelle, welche Oogonium genannt wird. Die männlichen Zellen oder Spermatozoiden, deren Mutterzellen Antheridien genannt werden, sind sehr klein, durch Cilien beweglich, sie suchen schwärmend die Oosphären auf und, indem ihre Substanz in der der letzteren sich auflöst, wird die Befruchtung bewirkt. Das Spermatozoid liefert bei seiner Kleinheit einen kaum nennenswerthen Massenbestandtheil, wirkt aber anregend auf die Eizelle ein, deren Substanz nun sich mit einer festen Zellhaut umgiebt und so die Oospore darstellt.

Die Oospore kann unmittelbar nach ihrer Entstehung keimen und eine Pflanze erzeugen, welche ihrer eigenen Mutterpflanze gleich ist (Fucus), oder sie keimt erst nach längerer Ruhezeit ähnlich wie die Zygosporen, und dies ist der gewöhnliche Fall; auch in diesem Fall kann die keimende Oospore sofort wieder eine Pflanze erzeugen, welche ihrer Mutterpflanze ähnlich ist, so z. B. bei Vaucheria, manchen Saprolegnieen; oder die ausgeruhte Oospore erzeugt aus ihrem Inhalt einige oder zahlreiche Schwärmzellen, von denen jede schliesslich eine der Mutterpflanze ähnliche Pflanze erzeugt, so ist es bei Sphaeroplea, Oedogonium und Cystopus. In diesem Vorgang kann man wieder eine erste Andeutung des Generationswechsel erkennen: eine Oospore, welche in Schwärmzellen zerfällt, lässt sich mit einer Moosfrucht vergleichen, an welcher alle übrigen Theile, ausgenommen die Sporen, unterdrückt sind; denkt man sich, dass die befruchtete Eizelle im Archegonium eines Mooses selbst schon die Sporenmutterzellen erzeugt[1], so hätte man etwas Aehnliches, wie eine der zuletzt genannten Oosporen. In diesem Fall ist also die Oospore eigentlich eine mehrsporige Frucht in demselben Sinne wie die Mooskapsel; die von ihr erzeugten Schwärmsporen sind als ächte Sporen im Sinne der Muscineen und Farne zu deuten und man hat somit die erste Andeutung des Generationswechsels, der bei den Moosen und Farnen zu

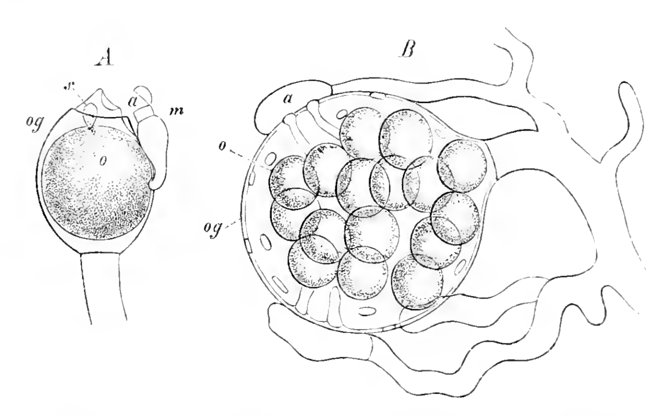


Fig. 163. Beispiele der Oosporenbildung *A* bei Oedogonium, *B* bei Saprolegnia (nach Pringsheim). — Es bedeutet *og* das Oogonium, *o* die Oosphäre, *a* das Antheridium, *m* ein kleines männliches Pflänzchen (Zwergmännchen), *s* das Spermatozoid.

1) Dass ein solcher Vergleich nicht blos auf Phantasie beruht, zeigt die Moosgattung Riccia, deren äusserst einfache Sporenfrucht recht wohl mit der Oospore eines Oedogonium verglichen werden darf. Schon Pringsheim und De Bary haben auf die erwähnte Analogie hingewiesen (vergl. De Bary: Die Familie der Conjugaten. Leipzig 1858, p. 60.

voller Entfaltung gelangt. — Die aus Oosporen durch die directe Keimung oder durch Vermittelung von Schwärmsporen entstandenen neuen Pflanzen können sich in den meisten Fällen auf ungeschlechtlichem Wege vermehren, indem sie Gonidien bilden, bis endlich wieder Individuen auftreten, welche Antheridien und Oogonien bilden. Diese ungeschlechtliche Vermehrung ist zu vergleichen mit der Vermehrung der Marchantien durch Brutknospen, welche an ihrem Vegetationskörper erzeugt werden, bis endlich Antheridien und Archegonien entstehen.

Andrerseits zeigt aber die Oosporen-Bildung auch gewisse Aehnlichkeiten mit der Conjugation: von der der Volvocineen unterscheidet sie sich eigentlich nur dadurch, dass hier die beiden mit einander verschmelzenden Geschlechtszellen nicht gleichartig, sondern in der angegebenen Weise verschieden sind, so zwar, dass man die Befruchtung der Vaucherien und Oedogonien als eine morphologisch höhere Form der Paarung auffassen kann. Aber auch mit der Befruchtung, die wir als dritten Typus werden kennen lernen, zeigen manche Oosporen eine mehr oder minder grosse Aehnlichkeit: in dieser Beziehung scheinen besonders die Saprolegnieen auf manche Ascomyceten hinzuweisen.

3) Bildung von Sporenfrüchten aus Carpogonien. Dem zweiten Typus schliesst sich dieser dadurch an, dass auch hier die beiden Sexualorgane zur Bildung des sexuellen Produktes in sehr verschiedener Weise beitragen, indem das männliche Organ nur anregend einwirkt, während die ganze weitere Entwickelung von der Substanz des weiblichen Organs ausgeht; aus ihm entwickelt sich die Sporenfrucht (Sporocarpium).

Das weibliche Organ, welches entweder aus einer oder mehreren Zellen bestehen kann, wollen wir allgemein als das Carpogonium bezeichnen: die männlichen Organe sind je nach der Pflanzengruppe, um die es sich handelt, sehr verschieden: schwärmende oder passiv bewegliche Spermatozoiden oder schlauchförmige Pollinodien, und die Befruchtung selbst kann wie bei den Oosporen durch Einschlüpfen des Spermatozoids, oder durch eine Art Conjugation mit gegenseitiger Oeffnung der Geschlechtszellen, oder endlich durch blosses Aneinanderlegen und wahrscheinliche Diffusion eines befruchtenden Stoffes vermittelt werden. Das Produkt der Befruchtung ist zuweilen eine einzige direkt oder durch Vermittelung von Schwärmsporen keimende Zelle, gewöhnlicher aber wird ein vielzelliger Körper gebildet, der endlich die Sporen erzeugt. Man kann auch hier, je nachdem die Frucht einfacher oder complicirter gebaut ist, einen blos angedeuteten oder völlig ausgebildeten Generationswechsel erkennen. In den einfachsten Fällen erscheint das Sporocarpium nur als ein an Masse unbedeutendes Anhängsel der Pflanze, im anderen Extrem ist der Fruchtkörper im Stande, längere Zeit selbständig fortzuwachsen und stellt so eine zweite Wechselgeneration dar, Verhältnisse, welche weiter unten bei der speciellen Darstellung der Klasse der Carposporeen ausführlicher besprochen werden sollen. Ein wesentlicher Unterschied der Sporenfrüchte von den Oosporen liegt darin, dass an der Bildung der Sporenfrucht auch noch solche Zellen sich betheiligen, welche von der Befruchtung nicht unmittelbar betroffen wurden und dass mit Ausnahme der allereinfachsten Fälle der die Spore erzeugende Fruchttheil mit einer sterilen, zum blossen Schutz oder auch zur weiteren Ernährung dienenden Hülle umgeben wird.

An Fig. 164 mögen einige der verschiedensten Formen der Sporocarpien erläutert werden:

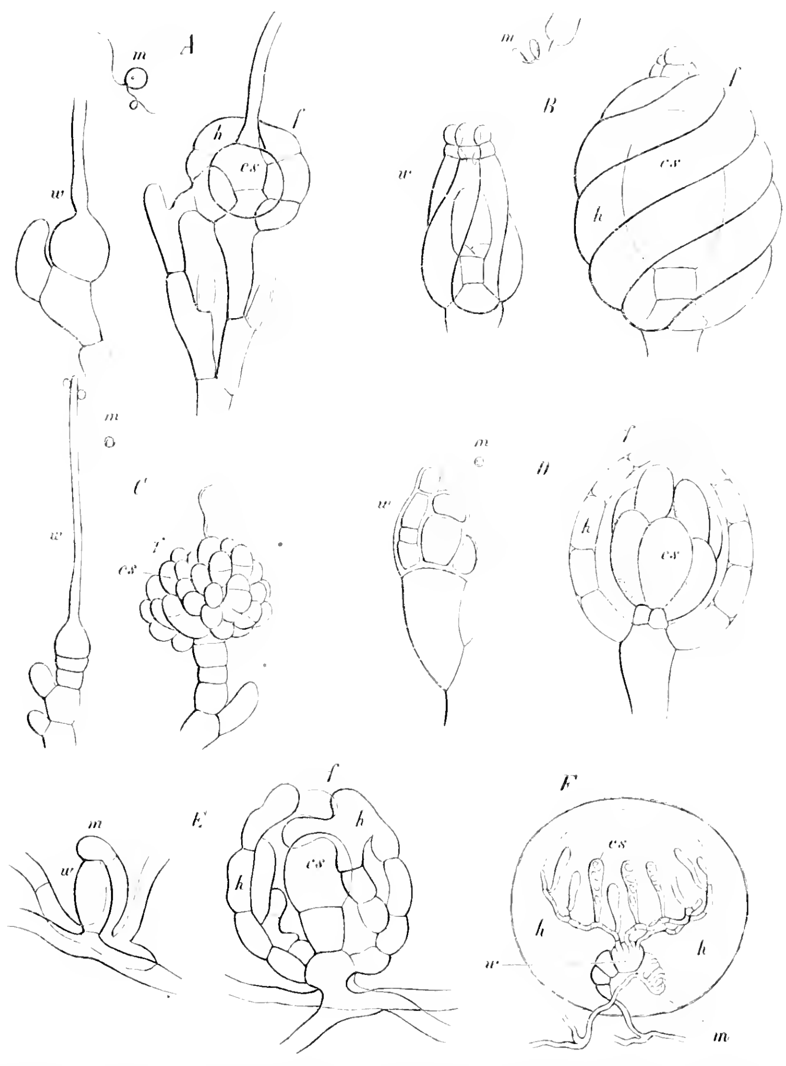



Fig. 164. Verschiedene Formen von Carpogonien und daraus entstehenden Sporocarpien, *w* bedeutet überall das weibliche Organ vor der Befruchtung, *m* das männliche Organ, *f* die ganze Sporenfrucht, *h* deren Hülle, *cs* die Fruchtsporen, *A* Coleochaete, *B* Characeen, *C* Nemalion, *D* Lejolisia, *E* Podosphaera, *F* Ascobolus (nach verschiedenen Autoren).

Bei Coleochaete *A* besteht das weibliche Organ oder Carpogon (bisher als Oogonium bezeichnet) aus einer einzigen Zelle *w*, die oben in einen langen, engen Canal ausläuft, der sich am Scheitel öffnet; die Befruchtung geschieht durch rundliche, kleine schwärmende Spermatozoiden *m* und in Folge derselben wird der im Basaltheil liegende Protoplasmakörper mit einer festen Zellhaut umgeben; bis hieher gleichen sich die Vorgänge der Oosporen-Bildung von Vaucheria

und Oedogonium, nur ist der sehr lange, von der Zellhaut gebildete Canal schon eine beträchtliche Abweichung, noch wesentlicher ist der Umstand, dass die scheinbare Oospore nach der Befruchtung noch sehr beträchtlich wächst und dass in Folge der Befruchtung auch die dem weiblichen Organe benachbarten Zellen zum Wachsthum angeregt werden und so die scheinbare Oospore mit einer Hülle *h* umgeben; es entsteht so eine Sporenfrucht, deren befruchtete Centralzelle nach längerer Ruhe in ihrem Inhalt einen Gewebekörper erzeugt, dessen sämmtliche Zellen schwärmende Sporen bilden, deren jede wieder eine Pflanze derselben Art erzeugt. In dem Sporocarpium der Coleochaeteen finden wir die wesentlichsten Eigenschaften einer Oospore mit denen eines Sporocarpiums der Florideen und mancher Pilze vereinigt. Will man hier einen Generationswechsel gelten lassen, so hat man die von ihrer Hülle umgebene Centralzelle sammt dem sie später erfüllenden, die Sporen erzeugenden Gewebekörper als die zweite Generation zu betrachten; die Schwärmsporen sind ihrer Bedeutung nach den Sporen der Moose zu vergleichen.

Bei Nemalion *C* besteht das Carpogonium *n* ebenfalls aus einer einzigen Zelle, welche unten dick, oben haarähnlich verlängert ist; diese Verlängerung, die sogenannte Trichogyne ist oben geschlossen, die männlichen Befruchtungszellen hängen sich an dieselbe an, entleeren ihren Inhalt in sie und bewirken so die weitere Entwickelung des basalen Theiles der weiblichen Zelle, der sich nun, indem er an Umfang gewinnt, in zahlreiche Zellen theilt, die ihrerseits in zahlreiche, dichtgedrängte Sprosse auswachsen: am Ende eines jeden derselben bildet sich eine Spore; der ganze Haufen der Sporen sammt ihren kurzen Trägern bildet hier das Sporocarpium, dem die Hülle in diesem Falle fehlt.

Bei den ächten Florideen, von denen Nemalion den einfachsten Fall darstellt, besteht, wie Fig. *D w* zeigt, das Carpogonium schon vor der Befruchtung aus zahlreichen Zellen; eine seitliche Zellenreihe trägt oben einen haarartigen nicht geöffneten Fortsatz, die Trichogyne, und wird deshalb als Trichophor bezeichnet. Die Trichogyne empfängt auch hier den Befruchtungsstoff von den sich ihr anhängenden männlichen Zellen, aber weder sie selbst, noch der Trichophor wird dadurch zur weiteren Entwickelung angeregt, sondern die Sporenfrucht entsteht aus anderen Zellen des Carpogons, welche neben dem Trichophor liegen. Die Wirkung der Befruchtung äussert sich also entfernt von dem Orte, wo die männliche Zelle sich angesetzt hatte. Gewisse Zellen des Carpogons wachsen, theilen sich und erzeugen endlich die gestielten Fruchtsporen; unterhalb des Carpogons entsteht durch Sprossung die Fruchthülle.

Die bisher ohne Analogie dastehende Sporenfrucht der Characeen wird begreiflich, wenn wir sie einerseits mit der der Coleochaeteen, andrerseits mit der der Florideen vergleichen. Das Carpogon *B w* besteht hier aus einer grossen eirunden Zelle, welche von einigen kleineren runden Basalzellen (Wendezellen Braun's) getragen wird. Diese Wendezellen nehmen an der durch die Befruchtung hervorgerufenen Entwickelung keinen Theil, verhalten sich daher ähnlich wie der Trichophor bei den Florideen. Die grosse Zelle wird durch fadenförmige Spermatozoiden befruchtet und bildet selbst die einzige Spore in der Sporenfrucht, deren Hülle schon vor der Befruchtung vollständig ausgebildet und sich auch sonst ähnlich verhält wie die Fruchthülle der Coleochaeteen, Florideen und Erysipheen. Dass die zur Fruchtspore werdende grosse Zelle ein haarähnliches Empfängnissorgan, eine

Trichogyne, nicht besitzt, ist ein Mangel von ganz untergeordneter Bedeutung, da dieses Organ auch am Carpogonium der Ascomyceten bald vorkommt, bald fehlt.[1])

Von den Ascomyceten liefert Podosphaera Fig. *E* einen der einfachsten Fälle von Fruchtbildung, der uns bereits zu deutlichem Generationswechsel hinüberführt. Das Carpogonium *w* besteht aus einer einzigen Zelle und wird durch eine schlauchförmige andre Zelle, das sogenannte Pollinodium, befruchtet; in Folge dessen wächst die weibliche Zelle, theilt sich in zwei Zellen, von denen die obere in ihrem Inneren mehrere Sporen bildet und daher als Ascus bezeichnet wird. Unterhalb der Stielzelle des Ascus sprossen Fäden hervor, welche die Fruchthülle bilden *f*.

Etwas verwickelter sind endlich die Vorgänge bei einem anderen Ascomyceten, dem Ascobolus, von welchem Fig. *F* einen schematischen Durchschnitt darstellt, *w* ist das aus mehreren Zellen bestehende Carpogonium, welches von dem verzweigten, schlauchförmigen Pollinodium befruchtet wird; in Folge dessen sprossen aus einer mittleren Zelle des Carpogons zahlreiche Fäden hervor, die dann am Ende ihrer Zweige Schläuche und in diesen zahlreiche Carposporen bilden. Die Fruchthülle ist in diesem Falle sehr massiv, sie entsteht aus Zellenfäden, welche unterhalb des Carpogons hervorsprossen, und bildet endlich ein compactes Pseudoparenchym, in welchem das Carpogon sammt den daraus hervorgegangenen askogenen Fäden und Sporenschläuchen eingeschlossen ist. Das Mycelium, welches bei den beschriebenen beiden Pilzen die Carpogonien erzeugt, ist im Verhältniss zu der grossen Sporenfrucht, die aus dem Carpogonium entsteht, unscheinbar, die Sporenfrucht selbst wächst lange Zeit in vielen Fällen unabhängig von dem Mycelium fort und erscheint so als eine zweite Generation im Entwickelungslauf dieser Pilze. Wäre das Mycelium gross und kräftig, die von ihm erzeugte Sporenfrucht klein, wie es bei den Florideen und Characeen der Fall ist, dann würde auch hier die Sporenfrucht nur als ein Anhängsel der geschlechtlichen Pflanze erscheinen und man würde dann kaum von einem Generationswechsel reden, der hier aber dennoch stattfindet, insofern die ganze Entwickelung eines solchen Pilzes sich in zwei scharf getrennte Phasen gliedert, deren erste das Mycelium mit seinen Geschlechtsorganen ist, während die selbständig fortwachsende Sporenfrucht eine zweite Entwickelungsphase oder eine zweite Generation darstellt.

Ausser den durch Sexualität unmittelbar oder mittelbar erzeugten ächten Sporen, durch welche die Entwickelung mit angedeutetem oder ganz ausgesprochenem Generationswechsel abgeschlossen wird, wie wir bisher gesehen haben, findet nun bei den Thallophyten gewöhnlich eine ungemein ausgiebige Regeneration durch Brutzellen statt, die weder unmittelbar noch mittelbar durch die Sexualität hervorgerufen wird und daher mit dem Generationswechsel, wo er vorkommt, nichts zu thun hat.

Die Brutzellen oder Gonidien[2]) entstehen am Thallus oft ohne weitere Vorbereitung, indem der gesammte Inhalt gewisser Thallus-Zellen sich verjüngt oder auch theilt und so eine oder mehrere von der Pflanze sich trennende Brutzellen erzeugt. In andern Fällen aber werden besondere Träger oder Behälter am Thallus gebildet, die ausschliesslich den Zweck haben, Brutzellen zu erzeugen, ent-

1) Vergl. De Bary: Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze. III. p. 88.

2) Bei den Pilzen werden die kleinen, in grosser Zahl abfallenden Gonidien auch Conidien (von κονία Staub) genannt.

weder durch Abschnürung eigenthümlicher Zweigenden (Stilogonidien, z. B. Piptocephalis, Penicillium u. v. a.) oder durch freie Zellbildung im Innern grosser Zellen (Endogonidien, z. B. Saprolegnieen, Vaucheria, Mucorineen). In vielen Fällen, besonders bei vielen Pilzen findet die Regeneration fast ausschliesslich durch solche Brutzellen statt, während nur unter ganz besonders günstigen Umständen der normale Abschluss der Entwickelung durch Sexualorgane und wirkliche Fruchtbildung erreicht wird: daher kommt es, dass von vielen Thallophyten die Sexualorgane noch gar nicht bekannt sind, während ihre Brutzellen allerwärts anzutreffen sind. Es ist daher auch immer eine sehr missliche Sache, bei dem gegenwärtigen Stand der Wissenschaft von einem Thallophyten zu behaupten, er bilde überhaupt keine Geschlechtsorgane, da selbst bei den gemeinsten Schimmelpilzen und manchen Algen, deren Brutzellen längst bekannt sind, erst in neuester Zeit die Geschlechtsorgane und der daraus hervorgehende Generationswechsel entdeckt worden sind. Selbst bei der Mehrzahl der grossen Meeresalgen (Phaeosporeen) und den unzähligen, grossen, in Wäldern wachsenden Pilzen sind die Sexualorgane noch nicht entdeckt, wenn auch in letzterem Falle die Analogie mit den Ascomyceten es sehr wahrscheinlich macht, dass die grossen Pilze (Hymenomyceten und Gastromyceten) nur die Fruchtkörper sind, welche durch Sexualorgane des Myceliums erzeugt werden; die an diesen Pilzen entstehenden Sporen sind daher für ächte Sporen in unserem Sinne des Worts zu halten und ihrer Entstehung nach etwas ganz Anderes als die Brutzellen der zahlreichen Schimmelpilze.

Sehr häufig sind besonders bei den Algen aber auch einigen Wasser oder feuchte Substrate bewohnenden Pilzen die nackt, d. h. hautlos ausgeschlüpften Brutzellen frei beweglich; sie sind nach dem Freiwerden im Stande, einige Minuten oder selbst stundenlang im Wasser umherzuschwimmen und, indem sie dabei vorangehen, rotiren sie gleichzeitig um ihre Axe. Das vorausgehende Ende ist hyalin, frei von Körnchen und von Farbstoff und bei manchen Algen liegt seitlich hinter dem hyalinen Theil ein kleines rothes Körperchen; die genannte Bewegung wird verursacht durch die Schwingungen sehr feiner Fäden (Cilien). Gewöhnlich sitzen zwei solcher Cilien am hyalinen Vorderende oder die eine vorn, die andere an der Seite, zuweilen ist auch nur eine einzige Cilie vorhanden oder das hyaline Vorderende ist von einem dichten Kranz zahlreicher Cilien umgeben oder endlich, die ganze Oberfläche der Schwärmzelle ist mit ganz kurzen Cilien besetzt. Während des Schwärmens beginnt die Ausscheidung einer Zellstoffhaut, dann setzt sich die Schwärmzelle, zur Ruhe kommend, an irgend einem Körper fest, und zwar mit dem Vorderende, die Cilien verschwinden und die Keimung beginnt, indem das bei der Bewegung hintere Ende zum freien Vegetationspunct, also zum Vorderende der jungen Pflanze wird. Es wurde schon erwähnt, dass in manchen Fällen die Conjugation von schwärmenden Zellen ausgeführt wird, diese sind dann natürlich nicht als Brutzellen zu betrachten, sondern als Sexualorgane, die aber nur schwärmenden Brutzellen täuschend ähnlich sind; übrigens hat man Ursache zu glauben, dass die Schwärmzellen mancher Algen, die man bisher für blosse Brutzellen gehalten hat, paarungsfähig sind, und also Sexualorgane darstellen. Ueberhaupt können Schwärmzellen der beschriebenen Art im Entwickelungsgang an den verschiedensten Stellen auftreten, nicht selten wird der ganze Inhalt einer Oospore oder auch einer Carpospore (Coleochaete) in Schwärmzellen umge-

wandelt, die dann erst keimen; selbst Brutzellen, wie die sogenannten Conidien der Peronosporeen können ihren Inhalt in Schwärmzellen umwandeln; in wieder andern Fällen werden die Schwärmzellen in besonderen Thalluszweigen gebildet und nicht selten können ganz beliebige, vegetative Zellen des Thallus ihren gesammten Inhalt in Form von Schwärmzellen entlassen. Bisher wurden die Schwärmzellen Schwärmsporen, Zoosporen, genannt; es wäre nach dem bisher über den Begriff der Spore Mitgetheilten nützlich, wenn man sich daran gewöhnte, den Ausdruck Schwärmzellen oder Zoogonidien allein zu brauchen und die Behälter, in welchen zuweilen die Schwärmzellen in grosser Menge entstehen, nicht als Zoosporangien-, sondern als Zoogonidien-Behälter zu bezeichnen. Es ist übrigens offenbar von nebensächlicher Bedeutung, ob die Brutzellen einfach abfallen, wie bei den meisten Pilzen, wo sie dann gewöhnlich als Conidien bezeichnet werden, und bei manchen Algen, oder ob sie in Form von Schwärmzellen auftreten; es hängt das offenbar ganz von der Lebensweise der Pflanzen ab, das Schwärmen oder Nichtschwärmen hat nicht eine morphologische, sondern eine physiologische Bedeutung, ähnlich wie bei den Samen und Früchten der Phanerogamen die einen durch besondere Flugapparate beweglich sind, die andern einfach abfallen; zudem finden wir bei der Gattung Vaucheria alle Uebergänge von freibeweglichen Schwärmzellen zu einfach abfallenden Conidien.

Die systematische Eintheilung der Thallophyten basirte bis in die neueste Zeit herein wesentlich auf rein habituellen Merkmalen, wonach man drei Klassen derselben, nämlich Algen, Pilze und Flechten unterschied; die Characeen wurden bald zu den Algen gestellt, bald von den Thallophyten ganz gesondert. Seit es aber den genaueren Forschungen gelungen ist, nicht nur die morphologischen Verhältnisse des Wachsthums dieser Pflanzen aufzuklären, sondern bei den Hauptabtheilungen derselben auch die Geschlechtsorgane aufzufinden und die ganze Entwickelungsgeschichte in vielen Fällen vollständig klar zu legen, ist man nicht mehr berechtigt, die genannte Eintheilung beizubehalten, da diese wesentlich nur auf Verschiedenheiten der äusseren Erscheinung und Lebensweise beruht, während sich auf der anderen Seite zeigt, dass die morphologischen Merkmale eine ganz andere Eintheilung erfordern; so wurde schon die ganze frühere Klasse der Flechten nach Schwendener's verdienstvollen Arbeiten nicht nur unter die Pilze überhaupt eingereiht, sondern als Abtheilung einer bestimmten Pilzordnung, der Ascomyceten erkannt. Nachdem die Sexualorgane der Coleochaeteen und Florideen genauer bekannt geworden sind, ist es kaum zweifelhaft, dass sich diesen Algen auch die Characeen in ihrer Fruchtbildung anschliessen. Es würden somit von den Thallophyten gegenwärtig nur zwei Klassen zu unterscheiden sein, nämlich die Algen und die Pilze. Es ist aber längst bekannt, dass es unmöglich ist, irgend eine genügende Grenze zwischen Algen und Pilzen zu ziehen, ja es ist von verschiedenen Schriftstellern wiederholt darauf hingewiesen worden, dass manche Pilzfamilien gewissen Algenfamilien geradezu beigesellt werden müssen. Man hat von Jahr zu Jahr mehr erkannt, dass zwischen Algen und Pilzen überhaupt nur ein einziges durchgreifendes Unterscheidungsmerkmal aufzufinden ist; wollte man die beiden Klassen in der historisch überkommenen Form beibehalten, so könnte man sie nur dadurch von einander abgrenzen, dass man alle chlorophyllhaltigen Thallophyten für Algen, alle

nichtchlorophyllhaltigen für Pilze erklärte [1]. Diese Scheidung ist aber eine durchaus künstliche, sie entspricht nicht den Grundsätzen der wissenschaftlichen Systematik und sie konnte nur so lange als Nothbehelf gelten, als man eben durch mangelhafte Kenntniss der Morphologie dieser Pflanzen genöthigt war, irgend eine nicht morphologische Eintheilung gelten zu lassen; bei dem jetzigen Stand der Wissenschaft, wo wenigstens in den Hauptabtheilungen der Algen und Pilze die morphologischen Grundlagen der wissenschaftlichen Sytematik gegeben sind, ist es nicht nur erlaubt, sondern im Interesse des wissenschaftlichen Fortschrittes geboten, wenigstens den Versuch zu einer morphologischen Eintheilung der Thallophyten zu wagen.

Vor Allem ist hervorzuheben, dass die Gegenwart oder der Mangel des Chlorophylls durchaus kein Grund sein kann, morphologisch nahe verwandte Pflanzen, die in ihrem Aufbau, ihren Sexualorganen, ihrem Generationswechsel übereinstimmen, von einander zu trennen. Bei den Phanerogamen ist dieser Grundsatz längst in voller Geltung; wollte man bei den Phanerogamen alle nichtchlorophyllhaltigen Pflanzen als eine Klasse den chlorophyllhaltigen gegenüberstellen, so würde man die Rafflesiaceen, Balanophoreen, die Corallorrhiza, die Cuscuta, die Orobanchen, Monotropa u. a. trotz der Verschiedenheit ihrer Organisation in eine Klasse vereinigen und sie aus ihrer wahren Verwandtschaft herausreissen müssen. Niemand zweifelt aber, dass die Cuscuta zu den Convolvolaceen, die Orobanchen zu den Labiatifloren, die Monotropa zu den Pyrolaceen, die Corallorrhiza zu den Orchideen gehört. Diese Verwandtschaften werden bei den Phanerogamen zunächst aus der Blüthen- und Embryobildung erschlossen und Niemand nimmt den geringsten Anstoss daran, dass der Chlorophyllmangel und die eigenthümliche Lebensweise der genannten Pflanzen ihnen ein so fremdartiges Aussehen im Vergleich zu ihren nächsten Verwandten verleiht; es ist einer der schönsten Erfolge ächt wissenschaftlicher Morphologie und Systematik, dass man bei den Phanerogamen dahin gekommen ist, den auffallenden Habitus der Schmarotzer und Humusbewohner als eine für die Systematik ganz untergeordnete Nebensache zu erkennen. Derselbe Grundsatz ist nun aber auch maassgebend, wenn es darauf ankommt, die Verwandtschaftsverhältnisse der Thallophyten systematisch klar zu legen: der Habitus und die Lebensweise, das Vorhandensein oder der Mangel des Chlorophylls ist auch bei den Thallophyten für die Bestimmung der Verwandtschaften durchaus gleichgiltig, wie etwa bei der Eintheilung des Menschengeschlechts in natürliche Racen der Umstand, ob die einen sich durch eigene Arbeit selbst ernähren oder die andern von Raub und Krieg leben; alle chlorophyllfreien Thallophyten, also alle bisher als Pilze bezeichneten müssen nothwendig in ihrer Lebensweise und ihrem Habitus mehr oder weniger mit einander übereinstimmen, weil sie sämmtlich darauf angewiesen sind, organische kohlenstoffhaltige Nahrung aus ihrer Umgebung aufzunehmen; nehmen sie dieselben aus lebendigen Körpern, so kommt Parasitismus der verschiedensten Art zum Vorschein; sind sie im Stande, abgestorbene organische Reste auszunutzen, so wird die Lebensweise und der Habitus der Pflanzen sich auch darnach richten müssen. Die Algen im bisherigen Sinne dagegen sind im Stande, kohlenstoffhaltige Nahrungsstoffe selbst durch Assimilation von

1) Wie es auch in der früheren Auflage dieses Buches geschehen ist.

Kohlensäure zu erzeugen, sie brauchen daher weder als Parasiten noch als Saprophyten zu leben, sie können sich freier und ungebundener entfalten, nur sind sie durch Eigenthümlichkeiten ihrer Organisation auf das Leben im Wasser oder an feuchten Orten angewiesen. Durch die Nothwendigkeit, selbst zu assimiliren, sind die Algen genöthigt, beleuchtete Orte zu bewohnen, die Pilze dagegen können des Lichts zu ihrer Ernährung wenigstens entbehren.

Aber alle diese Thatsachen sind für die Bestimmung der Verwandtschaftsgrade, d. h. für die Aufstellung eines natürlichen Systems der Thallophyten ganz gleichgiltig; dieser Zweck wird vielmehr nur durch die Vergleichung der morphologischen Verhältnisse, wie sie in der vollständig bekannten Entwickelungsgeschichte sich darstellen, erreicht. Die maassgebenden Erwägungen morphologischer Natur knüpfen sich aber bei den Thallophyten noch mehr, als bei anderen Pflanzengruppen an die Frage, ob überhaupt Sexualorgane gebildet werden, und wenn dies der Fall ist, an die Frage, wie dieselben auftreten, wie sie den Sexualact vollziehen und ganz besonders, wie dasjenige Gebilde beschaffen ist, welches durch die Befruchtung unmittelbar oder mittelbar erzeugt wird, wie, mit einem Wort, der Sexualact in den gesammten Entwickelungsgang eingreift.

Im Vorausgehenden wurden bereits die Grundformen der Befruchtungsorgane der Thallophyten und die Entstehung des Generationswechsels durch die Befruchtung dargestellt. Vergleicht man nun die Pflanzen, welche in diesen Beziehungen übereinstimmen, so zeigt sich, dass vielfach auch die übrigen morphologischen Verhältnisse nähere Verwandtschaft verrathen. Wir können daher die mit der Sexualität verknüpften Gestaltungen als l e i t e n d e Merkmale betrachten, durch welche wir auf die inneren verwandtschaftlichen Beziehungen hingewiesen werden. — Bei der noch sehr lückenhaften Kenntniss der Thallophyten kann es jedoch nicht auffallen, wenn bei einer auf diese Erwägungen gestützten Eintheilung hier und da Formen, welche unter sich fremdartig scheinen, doch im System nahe zusammenkommen; das ist unvermeidlich, weil die vermittelnden Uebergangsformen noch fehlen; und ausserdem ist zu beachten, dass bei den einfach gebauten Thallophyten die morphologischen Merkmale durch physiologische Anpassungen und Habitusveränderungen leichter, als bei höheren Pflanzen, verdeckt werden.

Die hier folgende Eintheilung macht daher auch keinen Anspruch, für alle Zeiten gelten zu wollen; sie soll vielmehr nur dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse Rechnung tragen, d. h. diejenigen Formen, welche in den wichtigsten Zügen der Entwickelung übereinstimmen, auch systematisch zusammenstellen. In gewissem Sinne mag man immerhin meine folgende Eintheilung eine künstliche nennen; eine natürliche ist sie aber insofern, als sie darauf ausgeht, wirkliche Verwandtschaften, nicht blos habituelle Unterschiede und Aehnlichkeiten zur Anschauung zu bringen [1]).

Es ist bekanntlich leichter, ein System zu entwerfen, als die Grundsätze,

---

1) Cohn, der sich das Verdienst erwarb, die Unterscheidung der Thallophyten in Pilze und Algen aufzugeben, ist, wie ich glaube, in der Aufstellung der Klassen nicht glücklich gewesen, da er von keinem bestimmten Princip ausging, bald sehr wichtige morphologische, bald nebensächliche Merkmale als typische Charactere benutzte, wie schon die Namen der Klassen zeigen: Schizosporeen, Zygosporeen, Basidiosporeen, Ascosporeen, Tetrasporeen (!), Zoosporeen (!), Oosporeen. (Hedwigia 1872, p. 18).

nach denen man dabei verfahrt, klar zu legen; auch soll dies hier nicht weiter geschehen; dafür aber mögen einige erläuternde Bemerkungen der folgenden Tabelle vorausgehen. Zunächst scheint es bei dem gegenwärtigen Stand der Botanik nöthig, eine Klasse von Thallophyten anzunehmen, denen nicht nur die sexuelle Fortpflanzung fehlt, sondern auch jede nähere Verwandtschaft mit sexuellen Formen abgeht; dies trifft nur die allereinfachsten und kleinsten Pflanzen, die ich daher als Protophyten in eine erste Klasse zusammenfasse. — Bei sehr vielen Thallophyten dagegen, deren Sexualorgane ebenfalls unbekannt sind, tritt eine nähere Verwandtschaft mit genau bekannten Formen ohne weiteres hervor, sie können diesen daher unbedenklich angereiht werden. Endlich finden sich aber noch Thallophyten, bei denen nicht nur die Sexualorgane unbekannt sind, bei denen vielmehr auch irgend eine entschiedene Verwandtschaft mit den Protophyten und den anderen bekannten Formen nicht hervortritt. Derartige Pflanzen lasse ich hier ganz aus, da es mir nicht darauf ankommt, ein Register der existirenden Formen, sondern nur die Verwandschaften der besser bekannten darzustellen.

Jede der aufgestellten vier Klassen beginnt mit sehr einfachen Formen und erreicht durch divergirende Uebergangsreihen sehr verschiedene Höhepuncte der Entwickelung; die engsten Verwandtschaften finden wir daher, wenn wir die einfachsten Anfangsglieder der Klassen, zumal der II bis IV vergleichen; die weitesten Unterschiede, wenn wir die vollkommensten Formen der verschiedenen Klassen vergleichen. In dieser Beziehung verhalten sich also die von mir aufgestellten Klassen ebenso, wie die anerkannten Abtheilungen innerhalb der Muscineen, Gefässkryptogamen und Phanerogamen.

Um jedoch von der herkömmlichen Eintheilung nicht allzuweit abzuweichen und die Uebersicht zu erleichtern, werde ich innerhalb einer jeden Klasse die chlorophyllhaltigen Formen (also die sogen. Algen) von den chlorophyllfreien (den sogen. Pilzen) gesondert behandeln, wie es auch die hier folgende Uebersicht darstellt.

## Thallophyten[1].

### Erste Klasse.

### Die Protophyten.

| Chlorophyllhaltige. | Chlorophyllfreie. |
|---|---|
| Cyanophyceen. | Schizomyceten. |
| Palmellaceen (zum Theil). | Saccharomyces. |

[1] Nachdem diese Uebersicht sammt der folgenden Darstellung der Thallophyten bereits druckfertig vorlag, hatte ich Gelegenheit, von einem an Dr. Brefeld gerichteten Briefe des Herrn Professor Fischer (vom 29. Octbr. 1873) Einsicht zu nehmen, wo derselbe folgende Eintheilung proponirt:

| Thallophyten: | | |
|---|---|---|
| Myxomyceten. | Pilze. | Algen. |
| Klasse 1. Ohne geschlechtliche Reproduction. | | |
| | Saccharomyces. | Phycochromaceen. |
| Klasse 2. Copulation. | | |
| | Zygomyceten. | Diatomeen, Conjugaten. |
| Klasse 3. Oosporen (durch Befruchtung). | | |
| | Peronosporeen | Palmellaceen, Siphoneen. |
| | Saprolegnieen | Conferven, Fucaceen, Coleochaeteen, Characeen (?) |

Zweite Klasse.

**Die Zygosporeen.**

| Chlorophyllhaltige. | Chlorophyllfreie. |
|---|---|
| *Paarung beweglicher Zellen.* | |
| Volvocineen. | Myxomyceten. |
| (Hydrodictyeen). | |
| *Conjugation ruhender Zellen.* | |
| Conjugaten (incl. der Diatomeen). | Zygomyceten. |

Dritte Klasse.

**Die Oosporeen.**

| Chlorophyllhaltige. | Chlorophyllfreie. |
|---|---|
| Sphaeroplea. | |
| Vaucheria . . . . . . . . . . . . | Saprolegnieen. Peronosporeen. |
| Oedogonieen. | |
| Fucaceen. | |

Vierte Klasse.

**Die Carposporeen.**

| Chlorophyllhaltige. | Chlorophyllfreie. |
|---|---|
| Coleochaeteen. | Ascomyceten (incl. der Flechten). |
| Florideen. | Aecidiomyceten. |
| Characeen. | Basidiomyceten. |

---

Klasse I.

## Die Protophyten.

In dieser Klasse vereinigen wir die allereinfachsten und kleinsten Pflanzen, gleichgiltig ob dieselben Chlorophyll enthalten und bisher zu den Algen gestellt wurden oder ob sie chlorophyllfrei sind, wie die Gährungspilze und die sogenannten Schizomyceten.

Die chlorophyllhaltigen, deren grüner Farbstoff häufig mit einem in Wasser löslichen blauen gemengt ist, leben vorwiegend in reinem Wasser oder doch an feuchten Orten, zuweilen als Pseudoparasiten; die nicht grünen sind zum Theil ächte Schmarotzer oder sie bewohnen feuchte Oberflächen von organischen Körpern oder sie finden sich in Flüssigkeiten, welche organische Stoffe gelöst enthalten, aus denen sie ihre Nahrung nehmen, und deren Zersetzung sie bewirken, indem sie Fäulniss oder Gährung veranlassen.

---

Klasse 4. Durch Befruchtung entsteht der zusammengesetzte Fruchtkörper (Generationswechsel).

| | |
|---|---|
| Ascomyceten | Florideen. |
| Basidiomyceten. | |

Professor Fischer fasst jedoch die Pilze und Algen als zwei ganz gesonderte, aber parallel entwickelte Reihen auf, während ich annehme, dass innerhalb jeder Klasse die Pilze als Abzweigungen aus verschiedenen Algentypen hervorgegangen sind; weitere wichtige Unterschiede zeigen die Stellungen der Myxomyceten, Coleochaeteen und Characeen. Neben diesen Differenzen aber bleibt Hauptsache die erfreuliche Uebereinstimmung unserer Ansichten betreffs der Aufstellung von vier Klassen, welche gleichmässig für die Pilze wie für die Algen gelten.

Der Bau der Protophyten ist immer ein sehr einfacher und zumal bei den einfachsten sind die Zellen so klein, dass sie überhaupt nur bei starken Vergrösserungen gesehen werden; eine Sonderung von Haut und Inhalt ist bei den kleinsten oft kaum nachzuweisen, und wo dies möglich, da ist der Inhalt eine homogene, zuweilen mit kleinen Körnchen durchstreute Substanz; die Zellhaut hat die Neigung, in weiche Gallerte sich aufzulösen, in welcher die Zellen zerstreut oder geordnet liegen bleiben; zuweilen ist die Zellhaut nur gequollen und dann deutlich geschichtet

Bei den einfachsten Formen leben die Zellen vereinzelt, die Theilhälften einer Mutterzelle wachsen zur Grösse der letzteren heran, theilen sich wieder, zerfallen und leben vereinzelt für sich. Bei den vollkommeneren bleiben die durch Theilung entstandenen Zellen vereinigt und je nachdem das Wachsthum und die entsprechenden Zelltheilungen erfolgen, entstehen einfache Zellreihen, oft von geringster Dicke, oder dünne Lamellen, indem die Zellen vermöge ihrer Theilung in eine Fläche zu liegen kommen, oder es bilden sich klumpenartige Anhäufungen, indem Wachsthum und Theilungen der Zellen in allen Richtungen des Raumes erfolgen. Nur bei den höchst entwickelten kommt es zu einer bestimmten äusseren Form der vielzelligen Körper.

Im allgemeinen sind die chlorophyllhaltigen Arten grösser, ihre Zellenstructur besser ausgebildet als bei den chlorophyllfreien, unter denen die kleinen Hefezellen schon als die grössten und bestausgebildeten sich darstellen; es zeigt sich schon hier auf der niedrigsten Stufe des Pflanzenreichs, wie mit dem Mangel des Chlorophylls auch gewöhnlich eine Degradation der Structur verbunden ist.

Gewöhnlich sind alle Zellen einer Pflanze unter einander völlig gleichartig, nur bei den höher ausgebildeten sind zwischen die übrigen gleichartigen Zellen eines Fadens einige grössere und anders gefärbte als sogenannte Grenzzellen eingeschaltet.

In den meisten Fällen ist eine Basis und ein Scheitel, also irgend eine bestimmte Wachsthumsrichtung gar nicht vorhanden, nur bei den höchst entwickelten ist Basis und Scheitel zu unterscheiden und tritt zugleich eine Art von Verzweigung auf.

Wenn auch (abgesehen von den vielleicht nicht hierhergehörigen Palmellaceen) Schwärmzellen im Sinne der höheren Thallophyten nicht entstehen, so sind doch viele Protophyten mit Beweglichkeit ausgestattet, sie können hin und her schwimmen, oder die schraubig gewundenen Zellenfäden drehen sich um ihre Axe, oder sie sind selbst im Stande sich hin und her zu krümmen, oder es treten andere Bewegungen ein.

Sexualorgane sind noch nicht beobachtet, und selbst ungeschlechtliche Fortpflanzungsorgane sind gewöhnlich nicht vorhanden, insofern die Vermehrung der Individuen nicht durch besonders geformte Zellen, sondern durch das Auseinanderfallen der gewöhnlichen vegetativen Zellen vermittelt wird; Vegetations- und Fortpflanzungsorgan ist also noch nicht differenzirt; nur bei den höchst entwickelten werden eigenthümlich gebildete Zellen ausschliesslich zum Zweck der Fortpflanzung erzeugt.

Nach ihrer Färbung hat man bisher drei Gruppen unterschieden, nämlich solche mit reinem Chlorophyll (Palmellaceen), dann solche, deren Chlorophyll mit einem blauen Farbstoff gemengt ist, die daher blaugrün oder spahngrün gefärbt

erscheinen (Cyanophyceen), und endlich solche, denen das Chlorophyll ganz fehlt (Schizomyceten, Hefe). Indem ich die Klasse der Protophyten auf die genannten Abtheilungen beschränke, ist dennoch der Verdacht nicht ganz ausgeschlossen, dass manche der hierher gerechneten Arten überhaupt gar nicht selbständige Pflanzenarten repräsentiren, sondern nur Entwickelungszustände von anderen höheren Thallophyten darstellen, die sich beständig zu regeneriren im Stande sind; so hat man[1]) bereits festgestellt, dass die bisher zu den Palmellaceen gestellte Gattung Pleurococcus nur einen Entwickelungszustand von Chlamydomonas darstellt, welche ihrerseits zu den Volvocineen (Klasse der Zygosporen) gehört, und es ist gar nicht unwahrscheinlich, dass die ganze Abtheilung der Palmellaceen und vielleicht sogar manche Chroococcaceen sich ähnlich verhalten und später aus der Klasse der Protophyten ausgemerzt werden müssen.

Chlorophyllhaltige Formen.

**A. Die Cyanophyceen.** Sie sind blaugrün, spahngrün, bräunlich grün und dergl. gefärbt, was durch ein Gemisch von ächtem Chlorophyll und Phycocyan hervorgebracht wird; das letztere diffundirt aus todten oder zerrissenen Zellen heraus und erzeugt so z. B. die blauen Höfe auf dem Papier, auf welchem man Oscillatorien eintrocknen lässt. Das Phycocyan giebt aus zerriebenen Pflanzen, mit kaltem Wasser extrahirt, eine im durchfallenden Licht schön blaue, im reflectirten blutrothe Lösung[2]). Werden die zerriebenen Pflanzen nach der Extraction des blauen Farbstoffs mit starkem Alkohol ausgezogen, so gewinnt man eine grüne Lösung, welche ächtes Chlorophyll und wahrscheinlich einen besondern gelben Farbstoff Phycoxanthin enthält[3]).

1) Die Chroococcaceen leben als vereinzelte rundliche Zellen oder in rundlichen Familien, deren Zellen entweder in formlosen Schleim oder in die gequollenen Häute ihrer Mutterzellen eingelagert sind; sie finden sich an feuchten Orten als gallertartige Ueberzüge. — Man unterscheidet mehrere Gattungen mit zahlreichen Arten, z. B. Chroococcus nach allen Richtungen des Raumes sich theilend, Gloeocapsa ebenso mit geschichteter Gallerte. Gloethece ebenso, aber nur in einer Richtung sich theilend; Merismopedia: die übers Kreuz sich theilenden Zellen in einer Fläche gelagert.

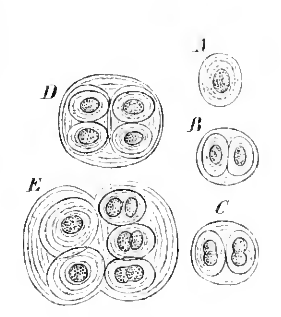


Fig. 165. Gloeocapsa.

2) Die Nostocaceen bilden Schleimklumpen oder krause Gallerthäute, welche im Wasser schwimmen oder lose auf feuchter Erde oder zwischen Moosen liegen; in der Gallerte sind schlangenartig gewundene Zellreihen vorhanden, die aus runden Zellen bestehen, daher perlschnurähnlich sind, in grösseren Zwischenräumen liegen einzelne grössere sogenannte Grenzzellen mit anders gefärbtem Inhalt. Die Zellenschnüre verlängern sich durch Theilungen der einzelnen Zellen, wobei ihre Windungen in der Gallerte, die sie ausscheiden, immer zunehmen. Neue Colonien werden nach Thuret folgendermaassen gebildet[4]): die Gallerte der alten wird in Wasser erweicht, die zwischen den Grenzzellen gelegenen Fadenstücke kriechen aus der Gallerte hervor und strecken sich gerade, während die Grenzzellen in der Gallerte liegen bleiben; ins Wasser ausgetreten machen die alten Fadenstücke Bewegungen wie die Oscillatorien und wahrscheinlich wird auch ihr Austritt durch

1) Cienkowsky: bot. Zeitg. 1865 No. 3 und Rostafinsky: bot. Zeitg. 1871, p. 786.

2) Cohn im Archiv f. mikrosk. Anatomie von Schultze, III. p. 12 und Askenasy in bot. Zeitg. 1867, No. 29.

3) Millardet und Kraus in comptes rendus LXVI, p. 505.

4) Thuret: observat. sur la reprod. de quelques Nostochines: mem. de la societé imp. des sc. nat. de Cherbourg T. V. Août 1857.

solche bewirkt[1]. Die rundlichen Gliederzellen der Fadenstücke wachsen nun quer, d. h. senkrecht zur Fadenaxe und werden scheibenförmig, worauf sie sich theilen, die Theilungsebene parallel der Axe des alten Fadens, der nun aus einer Reihe kurzer Fäden besteht, deren Wachsthumsaxen senkrecht auf der seinigen. Die zahlreichen so entstandenen Fäden verlängern sich, krümmen sich, legen sich mit ihren Enden an einander und vereinigen sich so zu einem einzigen gewundenen Nostocfaden; einzelne anscheinend ordnungslos liegende Zellen desselben werden zu Grenzzellen; indem sich gleichzeitig auch die Gallerte entwickelt, wächst die neue anfangs mikroskopisch kleine Colonie bis zur Grösse einer welschen Nuss heran.

3) Die Oscillatorien sind steife Fäden von verschiedener Dicke, oft äusserst dünn, durch sehr feine Querwände in scheibenartige Glieder getheilt, der ganze Faden also cylindrisch. Die Fäden sind nicht gerade, sondern in Form einer sehr steilen Schraubenlinie etwas gewunden, sie drehen sich um ihre eigene Axe und verfilzen sich, wenn sie in grosser Menge beisammenwachsen (im Wasser oder auf nasser Erde) zu Ballen oder Häuten; ein Klumpen in Wasser oder auf nasses Papier gelegt nimmt in Folge dieser Bewegungen, wie Nägeli gezeigt hat, eine strahlenförmige Anordnung seiner Fäden an.

4) Die Rivularieen[2]) bilden grünlich braune, weiche Gallertklumpen, welche in stehenden Gewässern frei schwimmend oder angewachsen vorkommen; im ersten Falle sind sie kugelig, im zweiten halbkugelig; die kleinsten etwa $^1/_2$ mm, die grössten nussgross. In der Gallerte liegen zahlreiche, radial geordnete Fäden, die aus rundlichen, perlschnurartig geordneten Zellen bestehen; am peripherischen Ende läuft der Faden in ein langes hyalines Haar aus, während am centralen Ende jedes Fadens eine grössere Grenzzelle liegt, wodurch der ganze Faden die Form einer Reitpeitsche bekommt; der Faden verlängert sich durch Quertheilungen seiner Glieder; die Fortpflanzung wird dadurch vermittelt, dass die unmittelbar über der Basilarzelle liegende Gliederzelle sich verdickt, beträchtlich in die Länge wächst und cylindrische Form annimmt, ihr Inhalt verdichtet sich und umgiebt sich mit einer festen Membran. Indem die ganze Colonie zerstört wird, bleiben nur diese Dauerzellen erhalten. Später keimen sie, indem sie sich in 4—12 kürzere Cylinderstücke theilen, deren jedes sich wiederholt theilt, bis über 100 Zellen entstanden sind, die sich abrunden, so dass der Faden perlschnurartig wird; bei dieser Verlängerung zerreisst die Hülle der Keimzelle, das obere Ende des Fadens tritt heraus, auch das untere Stück kriecht später aus der Scheide hervor, die Endzellen spitzen sich zu; dann zerfällt der Faden in mehrere Stücke, die sich dicht neben einander hinschieben, bis sie ein Bündel oder Büschel bilden; jedes Fadenstück verlängert sich nun an dem einen Ende zu einem gegliederten Haar, während die Zelle am andern Ende zur Basilarzelle wird. Dieses aus einer Keimzelle hervorgegangene Büschel stellt nun wieder einen jungen Rivularienstock dar, dessen Fäden bereits von Gallerte umgeben sind. Die Vermehrung der Fäden eines heranwachsenden Stockes geschieht durch scheinbare Verzweigung, d. h. eine der unteren Gliederzellen bildet sich zu einer neuen Basilarzelle aus, das zwischen ihr und der alten Basilarzelle liegende Fadenstück ergänzt sich zu einem Peitschenfaden, der sich neben dem Mutterfaden hinschiebt.

1) Derartige bewegliche Nostocfäden sah Janczewski in die jungen Spaltöffnungen der Thallusunterseite von Anthoceros laevis eindringen, wo sie sich zu rundlichen Knäueln weiter entwickeln. Solche Nostoccolonieen sind in Höhlungen und im Gewebe verschiedener Lebermoose seit langer Zeit bekannt (bei Blasia, Pellia, Diplolaena, Aneura, Riccia), aber meist für endogene Brutknospen derselben gehalten worden, bis Janczewsky ihre wahre Bedeutung nachwies. Auch in den porösen grossen Zellen der Sphagnumblätter siedelt sich Nostoc an. Auf andere Weise wird das Eindringen von Nostoc in das Stammparenchym einer dicotylen Pflanze, der Gunnera nach Reinke, vermittelt; die selbst von Parenchymschichten bedeckten tiefer liegenden Parenchymzellen des Stammumfanges sind mit den Algencolonien dicht erfüllt. (Botan. Zeitung 1872, p. 59 und p. 74).

2) De Bary in Flora 1863, p. 553.

5) Die Scytonemeen bilden verzweigte, in dicke Gallerthüllen eingeschlossene Fäden, die wenigstens an älteren Stellen auch aus mehreren Zellenreihen bestehen. Hierher gehören Scytonema, Sirosiphon u. a. [1]).

**B. Die Palmellaceen** enthalten reines Chloropyll; die Zellen leben vereinzelt oder bleiben in Schleim eingehüllt familienweise verbunden; sie wiederholen in ihren Formen mehrfach die der Cyanophyceen; so erscheint die hierhergehörige Gloeocystis wie eine reingrüne Gloeocapsa; Tetraspora bildet nostocähnliche Gallertklumpen, vermehrt sich aber durch Schwärmzellen; bei Oocardium sind in dem Gallertklumpen die Fäden strahlig wie bei Rivularia geordnet. Die feinen grünen Anflüge an feuchten Mauern, Baumstämmen u. dergl. bestehen aus vereinzelten oder familienweise gruppirten Zellen, die unter dem Namen Protococcus, Palmella (Palmella cruenta bildet blutrothe Ueberzüge), Cystococcus u. s. w. bekannt sind. Wahrscheinlich, wie schon erwähnt, sind alle diese Formen nur Entwickelungszustände höherer Algen, die sich unter günstigen Vegetationsverhältnissen erst normal weiter bilden.

Chlorophyllfreie Formen.

**C. Die Schizomyceten** [2]) bewohnen Flüssigkeiten, welche organische, fäulnissfähige Stoffe (eiweissartige Körper) enthalten, von denen sie sich nähren und deren Fäulniss sie bewirken. — Die Mehrzahl besteht aus äusserst kleinen Zellen, an deren Haut und Inhalt gewöhnlich charakteristische Merkmale nicht aufzufinden sind, so dass man in manchen Fällen genöthigt ist, die organische Natur derartiger Gebilde erst auf Umwegen festzustellen [3]). — Wo sie sich finden, sind gewöhnlich zahllose Individuen in einen mehr oder minder gallertartigen Schleim eingebettet; es gilt das besonders von den kleinsten Formen, deren Untersuchung dadurch wesentlich erschwert wird.

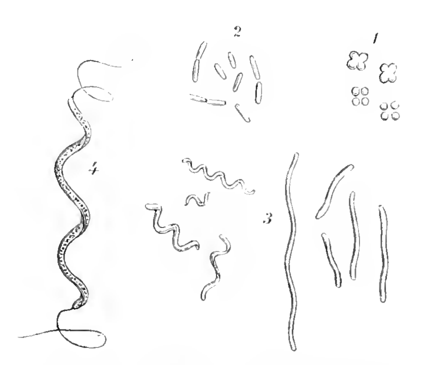


Fig. 166. Schizomyceten. 1. Sarcine. 2. Bacterium. 3. Vibrio. 4. Spirillum (nach Cohn).

In ihren Formen und Organisationsverhältnissen, soweit dieselben überhaupt kenntlich sind, wiederholen sie verschiedene Arten der Chroococcaceen und Oscillatorien, doch sind sie im Allgemeinen viel kleiner als jene chlorophyllhaltigen Formen: so entspricht z. B. die im Magen des Menschen vegetirende Sarcina der oben erwähnten chlorophyllhaltigen Merismopedia, indem ihre kleinen Zellen sich kreuzweis theilen und zeitweise in Tetraden vereinigt bleiben. — Bei den übrigen Schizomyceten, die man gewöhnlich als Bacterien bezeichnet, geht das Wachsthum nur in der Längsrichtung vor sich und durch wiederholte Quertheilungen werden Glieder gebildet, welche entweder auseinanderfallen oder fadenförmig vereinigt bleiben. Cohn unterscheidet vier Gruppen derselben: 1) Kugelbacterien mit rundlichen, äusserst kleinen, auseinanderfallenden Zellen, welche den kleinsten Formen der Chroococcaceen und Palmellaceen entsprechen. Auf der Oberfläche feuchter, todter organischer Körper wachsend, bilden sie Gallerthäufchen

1) Verschiedene Formen der unter *A* und *B* genannten Algen findet man weiter unten bei den Flechten als Gonidien derselben abgebildet. Vergl. Fig. 222.

2) F. Cohn: »Unters. über Bacterien« in dessen Beiträge zur Biologie. Breslau 1872, p. 127.

3) Da die kleineren Schizomyceten, gewöhnlich Bacterien genannt, auch auf schleimigen Oberflächen lebender Körper, auf Wunden u. dgl. sich vorfinden, so hat man in neuerer Zeit von Seiten der Medicin vielfach die Bacterien für die Ursache von Erkrankungen gehalten. Eine weitläufige Literatur, welcher im Allgemeinen jede wissenschaftliche botanische Grundlage fehlt, beschäftigt sich in diesem Sinne mit den Schizomyceten; es ist aber kaum zweifelhaft, dass die Beobachter vielfach blos Zerfällungsproducte organisirter Körper und sogar krystallinische Niederschläge unorganischer Natur für Bacterien gehalten haben.

oder Ueberzüge, die häufig intensiv gelb, grün, blau, violett gefärbt sind; diese im Protoplasma enthalten Farbstoffe, zum Theil in Wasser löslich, zum Theil nicht. — 2) Stäbchenbacterien, die auseinanderfallenden Glieder sind länglich, stabförmig sehr klein und im Stande, in der Flüssigkeit hin und her zu schwimmen. Eiweisshaltige Flüssigkeiten werden durch Vermehrung dieser gewöhnlichen Bacterien, indem sie faulen, milchweiss; sie entsprechen in ihrer Form der Chroococcaceen-Gattung Synechococcus, welche auf Felsen blaugrüne Ueberzüge bildet. — 3) Fadenbacterien, die dünnen Glieder bleiben fadenförmig vereinigt; die Fäden sind entweder gerade, dann nennt sie Cohn Bacillus, oder wellenlinig gebogen: Vibrio. Gallertbildung findet nicht statt; sie gleichen kleinen Oscillatorien; unterscheidet man überhaupt die Schizomyceten als eine besondere Gruppe, so ist auch Beggiatoa (mit contractilen Fäden), die man bisher zu den Oscillatorien rechnete, hierher zu ziehen. — 4) Schraubenbacterien, schraubig gewundene, im Verhältniss zu den vorigen zuweilen ziemlich grosse Fäden. Cohn unterscheidet die Gattung Spirillum und Spirochaete, welche die Form der Oscillatorien-Gattung Spirulina nachahmen.

**D. Die Gährungspilze,** von denen nur die Gattung Saccharomyces genau bekannt ist, obgleich aus vereinzelt lebenden, rundlichen, kleinen Zellen bestehend, und insofern der Form mancher Chroococcaceen und Palmellaceen entsprechend, lassen doch schon mehr von ihrer Organisation erkennen als die Schizomyceten, denen sie auch an Grösse meist beträchtlich überlegen sind. Die Gattung Saccharomyces, welche in zuckerhaltigen Flüssigkeiten die Alkoholgährung erregt, besteht aus vereinzelten, länglich runden, glatt- und dünnwandigen Zellen, deren Protoplasma deutlich als solches zu erkennen ist und eine oder einige Vacuolen umschliesst. In einer gährungsfähigen Lösung vegetirend, vermehren sich diese Zellen sehr schnell, aber nicht durch gewöhnliche Theilung, sondern durch Sprossung und Abschnürung: an irgend einer Stelle tritt eine kleine Warze aus der Hefezelle hervor, vergrössert sich bis zum Umfang der Mutterzelle, die sehr enge Verbindungsstelle zerreisst und beide Zellen leben selbständig fort, um den Vorgang zu wiederholen. Ob auch unter Umständen die Zellen schlauchartig auswachsen und durch Gliederung in hyphenähnliche Formen übergehen, wie Cienkowsky angiebt, scheint noch ungewiss. Dagegen hat Rees [1]) gefunden, dass Hefezellen auf der Oberfläche zerschnittener Kartoffeln, Kohlrüben u. dergl. vegetirend grösser werden und dass ihr Protoplasmainhalt in 1—4 rundliche, endogene Brutzellen zerfällt, welche in zuckerhaltige Flüssigkeit gebracht sofort durch Sprossung und Abschnürung wieder Hefezellen bilden. Rees bezeichnet die erwähnten Endogonidien des Saccharomyces als Ascosporen und betrachtet die Hefe deshalb als einen Ascomyceten; Brefeld wendet jedoch mit Recht ein, dass, wenn man eine solche Brutzellen bildende Hefezelle für einen Ascus, die darin entstandenen Gonidien für Ascosporen halten solle, vorher der Nachweis geliefert sein müsste, dass der vermeintliche Ascus aus einem Ascogon, also aus einem weiblichen Geschlechtsorgan, wie bei den Ascomyceten, entstanden sei; eine derartige Entstehung ist aber weder nachgewiesen, noch irgendwie wahrscheinlich.

Die von Pasteur ausgesprochene und seitdem vielverbreitete, von mir nie getheilte Ansicht, dass die Hefe in Flüssigkeiten leben könne, die keinen freien diffundirten Sauerstoff enthalten, dass sie vielmehr den zu ihrer Athmung nöthigen Sauerstoff durch Zersetzung chemischer Verbindungen gewinne, und eben dadurch die Zerlegung des Zuckers in Kohlensäure, Alkohol und andere Producte bewirke, ist durch neuere, im botanischen Institut zu Würzburg von Brefeld [2]) ausgeführte Untersuchungen als durchaus grundlos erwiesen worden. Die Hefezellen bedürfen, wie alle anderen Pflanzenzellen, freien oder in der Flüssigkeit diffundirten Sauerstoffs, um zu wachsen [3]). Die Gährungspilze machen von dem allgemeinen Gesetz keine Ausnahme, nur zeichnen sie sich dadurch aus, dass sie auch die

1) Rees: bot. Unters. über die Alkoholgährungspilze. Leipzig 1870.

2) Vortrag am 26. Juli 1873 in der physik.-medic. Gesellschaft zu Würzburg.

3) Das Wesen und die Nothwendigkeit der Athmung bei Pflanzen habe ich zuerst ausführlicher in meinem Handbuch der Experimentalphysiologie 1865 p. 263—304 nachgewiesen.

kleinsten in der Flüssigkeit diffundirten Sauerstoffmengen noch auszunutzen wissen. Ist die zuckerhaltige Flüssigkeit völlig frei von diffundirtem Sauerstoff und frei von anderen Nährstoffen, so findet die Gährung dennoch statt, aber die Hefezellen wachsen nicht, sondern sie gehen in einen Ruhezustand über, um nach längerer Zeit endlich abzusterben, todte Hefezellen erregen keine Gährung; daraus folgt also, dass die Zerlegung des Zuckers in Kohlensäure und Alkohol zwar von der lebenden Hefe ausgeht, mit ihrer Athmung, ihrem Wachsthum und ihrer Ernährung aber Nichts zu thun hat [1]).

Klasse II.

## Die Zygosporeen.

Nach den in der Einleitung zu den Thallophyten gegebenen Erklärungen vereinige ich auch in dieser Klasse Pflanzen, welche bisher einerseits zu den Algen, andrerseits zu den Pilzen gestellt wurden: und zwar alle diejenigen, deren sexuelle Function durch sogenannte Conjugation vermittelt wird, deren Wesen darin besteht, dass die beiden im Sexualact zusammenwirkenden Zellen unter sich gleichartig sind und durch Verschmelzung ihrer Protoplasmamassen eine gewöhnlich ruhende Zelle von ganz besonderer Form, nämlich die Zygospore erzeugen. Die Conjugation stellt sich als den einfachsten Fall geschlechtlicher Zeugung dar und dem entsprechend sind auch die morphologischen Eigenschaften der hiehergehörigen Pflanzen viel einfacher als die der folgenden Klassen; jedoch ist die blosse Thatsache einer geschlechtlichen Zeugung schon ein Fortschritt gegenüber der Vermehrungsweise der Protophyten, und dem entsprechend sind die Zygosporen auch im Allgemeinen höher organisirt als diese; sie bilden den Uebergang von den ungeschlechtlich sich fortpflanzenden Protophyten zu den im engeren Sinne des Wortes sexuellen Formen der Thallophyten.

Wie die Form der Vegetationsorgane in dieser Klasse, so ist auch die Form der Conjugationsorgane je nach den Abtheilungen sehr verschieden; bald sind es nackte Schwärmzellen, bald mit Haut umkleidete, hoch entwickelte Glieder des Thallus, bald eigenthümliche, sonst am Thallus nicht vorkommende Zweige, welche durch ihre Conjugation die Zygospore erzeugen. Zu den merkwürdigsten Erscheinungen auf dem Gebiete der Sexualität gehört die sogenannte Auxosporenbildung der Diatomeen, die, soweit man gegenwärtig darüber unterrichtet ist, in manchen Fällen durch wirkliche Conjugation, in anderen jedoch, wie Schmitz gezeigt hat, durch blosse Annäherung zweier Zellen ohne Verschmelzung oder Berührung herbeigeführt wird, wobei aber wahrscheinlich ein Stoffaustausch durch Diffusion stattfindet.

Die Pflanzen, welche wir als Zygosporeen hier zusammenstellen, sind in der Bildung ihres Vegetationskörpers oder Thallus sehr verschieden; vermittelnde Uebergangsformen, durch welche die verschiedenen Gruppen der Klasse einen inneren Zusammenhang gewännen, fehlen noch zumeist; offenbar eine Folge des Umstandes, dass man erst in den letzten Jahren die früher nur bei den Conjugaten bekannte Conjugation nun auch bei den Volvocineen, Zygomyceten u. a. kennen gelernt hat. Es ist zu erwarten, dass zahlreichere Algen bei weiterer Un-

---

1) Ueber andere Gährungspilze vergl. van Tieghem: annales scientifiques de l'école normal I. 1864 u. ann. d. sc. nat. 5e série VIII. 1868, sowie auch dessen französische Uebersetzung meines vorliegenden Lehrbuchs, p. 352.

tersuchung ihre Schwärmzellen als conjugirende Sexualorgane werden erkennen lassen, ja es ist selbst die Vermuthung nicht ausgeschlossen, dass von Pflanzen nächster Verwandtschaft die einen vielleicht wirklich conjugirende Schwärmzellen bilden, während bei den anderen die übrigens gleichwerthigen Schwärmzellen nicht zu conjugiren brauchen, um die weitere Entwickelung einzuleiten (sich also parthenogenetisch fortpflanzen); auf ein solches Verhalten weist die erwähnte Auxosporen-Bildung der Diatomeen hin und andrerseits finden wir Formen wie die Hydrodictyeen, bei denen bisher die Copulation der Schwärmzellen nicht beobachtet werden konnte, doch morphologisch nahe verwandt mit den Volvocineen, bei denen sie vorkommt. Ich nehme daher auch keinen Anstand die Hydrodictyeen mit in die Klasse der Zygosporeen aufzunehmen. Schwieriger ist die Frage, ob es sich rechtfertigt, ausser den Zygomyceten auch die Chytridineen und die Myxomyceten in diese Klasse aufzunehmen: bei den erstgenannten könnte man immerhin glauben, dass sich unter den Schwärmzellen auch paarungsfähige vorfinden, die nur eben noch nicht beobachtet worden sind; bei den Myxomyceten findet die Paarung eigenthümlicher Schwärmzellen jedoch in ausgedehntester Weise statt, denn es liegt durchaus kein Grund vor, warum man die Verschmelzung der Myxoamöben nicht als Conjugation[1]) und die Plasmodienbildung nicht als ein Analogon der Zygosporen-Bildung betrachten sollte. Es sind wohl wesentlich nur die habituellen Eigenschaften der Myxomyceten, zumal ihre mangelhafte Zellbildung und besonders der Umstand, dass hier Tausende von Schwärmzellen conjugiren, was die Botaniker bisher von dem hier gezogenen Vergleich abschreckte. So gut wie man die Verschmelzung der Myxoamöben zu einem Plasmodium mit der Conjugation der Schwärmzellen der Volvocineen vergleichen kann, ebenso gut lässt sich der aus dem Plasmodium entstandene Fruchtkörper als eine grosse Zygospore betrachten, deren Inhalt in zahlreiche Sporen zerfällt, ähnlich wie die grosse Dauerspore von Synchitrium. Jene sind freilich anfangs unbeweglich, was indessen doch wohl eine Nebensache ist, wenn man auf die entsprechenden Vorgänge bei den Volvocineen achtet.

Bezüglich der Thallus-Bildung können wir alle hier genannten Pflanzen als einzellige bezeichnen, insofern der Thallus in der That aus einer einzigen, für sich lebenden Zelle, einem Eremoblasten besteht, oder aber, wenn er mehrzellig ist, die einzelnen Zellen unter sich doch wesentlich gleich sind, so dass ihre Vereinigung doch kaum eine physiologisch nothwendige für die Existenz des Ganzen ist; solche Vereinigungen gleichwerthiger Zellen, die aus einer Mutterzelle hervorgegangen sind, kommen zuweilen erst dann zu Stande, wenn die vereinzelten Zellen vorher eine Art von Schwärmzustand (das sogenannte Wimmeln) durchgemacht haben; zur Ruhe kommend legen sich dann zahlreiche Zellen zusammen, um ein sogenanntes Coenobium zu bilden und als bestimmt geformtes Ganze weiterzuwachsen. Diese Coenobienbildung, wie wir sie bei Hydrodictyon und Pediastrum finden, zeigt eine gewisse Aehnlichkeit nicht nur mit der Conjugation überhaupt, sondern mit der Plasmodiumbildung der Myxomyceten im Besondern, nur dass ein Plasmodium als ein Coenobium nackter Protoplasmamassen die Selbständigkeit der einzelnen Theile nicht mehr hervortreten lässt.

1) Vergl. Brefeld über Dictyostelium mucoroides (Abh. der Senkenb. Gesellsch. Bd. VII) 1869, p. 20.

Zu einer Gewebebildung im gewöhnlichen Sinne des Wortes kommt es nur insofern, als bei manchen Conjugaten (und bei Ulothrix) die durch Theilungen in derselben Richtung entstehenden Zellen mehr oder minder fest vereinigt bleiben und Fäden bilden, deren einzelne Gliederzellen aber vollkommen gleichwerthig sind, von denen jede einzelne also die ganze Pflanze repräsentirt. Der vorwiegende Charakter der Einzelligkeit macht sich auch darin geltend, dass die einzelne Zelle für sich einer hohen und vielseitigen Ausbildung fähig ist, was sich besonders bei den Conjugaten und Diatomeen und den Zygomyceten in verschiedenster Weise ausspricht. Bei jenen ist es besonders der Zellinhalt und die eigenthümliche Skulptur der sonst einfach geformten Zellen, in welchen sich der höhere Bildungstrieb ausspricht, bei den Zygomyceten dagegen ist es bei einfachem Inhalt der Zelle die äusserst weitgehende Verzweigung derselben.

Die Mehrzahl der hieher gehörigen Formen, zumal die chlorophyllhaltigen, wie die Volvocineen, Hydrodictyeen, Desmidieen und Diatomeen lassen an ihrem Thallus einen Unterschied von Basis und Scheitel nicht hervortreten; sie bilden entweder kugelige oder tafelförmige Coenobien oder Zellreihen, deren sämmtliche Glieder sich durch Theilung vermehren, ohne dass von einer Basis oder Spitze die Rede sein könnte; bei manchen Diatomeen aber und wenigstens bei der Keimung der Zygosporen der Mesocarpeen und Zygnemeen tritt eine eigenthümliche Befestigung an fester Unterlage und damit auch eine Art Gegensatz von Basis und Scheitel hervor; in viel höherem Grade ist dies bei den Zygomyceten und selbst bei den Myxomyceten der Fall, um so mehr, als diese auf festen Substraten vegetirend ihre Gonidienträger und Sporenfrüchte sogar in die freie Luft hinaussenden.

Eine Regeneration auf ungeschlechtlichem Wege findet überall, aber in verschiedener Weise statt. Bei den Volvocineen, Desmidieen und Diatomeen kann schon jede Zelltheilung als eine vegetative Vermehrung gelten, insofern eben eine jede einzelne Zelle ein Individuum darstellt; bei den Hydrodictyeen dagegen und bei Ulothrix werden eigenthümliche, von den gewöhnlichen vegetativen Zellen verschiedene, und zwar schwärmende Gonidien gebildet; am vollkommensten aber tritt die Regeneration durch Brutkörner bei den Zygomyceten auf, wo vor der Zygosporen-Bildung lang gestielte Träger entstehen, welche in blasenartigen Auftreibungen, sogenannten Sporangien, endogene Brutzellen oder auf verzweigten Stielen Stilogonidien (Conidien) erzeugen; bei manchen Zygomyceten kann sogar der vielverzweigte Zellschlauch, welcher den Vegetationskörper (das sogenannte Mycelium) darstellt, unter ungünstigen Lebensbedingungen in zahlreiche kugelige Glieder (Gemmen) sich auflösen, deren jedes unter günstigen Bedingungen die Pflanze regenerirt.

An die Protophyten erinnern viele Zygosporeen noch dadurch, dass sie auch während ihrer eigentlichen Vegetationsperiode selbstbewegliche Zustände haben; in ganz besonders hohem Grade ist dies bei den Volvocineen und Myxomyceten, in viel geringerem bei einigen Conjugaten und Diatomeen der Fall.

## Chlorophyllhaltige Zygosporeen.

### A. Die Conjugation wird von Schwärmzellen ausgeführt.

1 Die *Volvocineen* [1] bestehen aus vereinzelten oder in Schleimhüllen zu Coenobien vereinigten Zellen; diese Coenobien sind entweder kugelig wie bei Volvox und Stephanosphaera, oder länglich rund wie bei Pandorina oder viereckige Tafeln, wie bei Gonium; in diesen Zuständen sind sie, obgleich von Zellhaut umgeben, doch frei beweglich, indem jede Zelle zwei lange Cilien besitzt, welche durch die Zellhaut ins Freie hinausragen; die vereinzelten Zellen von Chlamydomonas und Chlamydococcus schwimmen auf diese Weise wie gewöhnliche Schwarmzellen; bei den Coenobien dagegen ragen die Cilien sämmtlicher Einzelzellen aus der gemeinsamen Hülle hervor und durch ihre gemeinschaftliche Anstrengung wird das ganze Coenobium in drehende und wälzende Bewegung versetzt.

Zwei Beispiele mögen dazu dienen, den Lebenslauf dieser Pflanzen klar zu machen.

Die Gattung Chlamydomonas besteht aus vereinzelt lebenden, schwärmenden Zellen, die sich im vegetativen Zustand durch Zwei- oder Viertheilung vermehren. Bei der geschlechtlichen Fortpflanzung theilen sich die schwärmenden Zellen jedoch in acht bewegliche Tochterzellen, die mit vier Cilien versehen kleiner als jene sind, unter sich aber von ziemlich verschiedener Grösse. Diese Zellen paaren sich nach Rostafinsky ganz in der Weise, wie es Pringsheim für Pandorina beschrieben hat (siehe unten), die dadurch entstandenen Zygosporen kommen zur Ruhe und wachsen einige Wochen lang; dann eingetrocknet und wieder unter Wasser gesetzt theilen sie sich wiederholt und bilden ruhende, unbewegliche Zellfamilien, die mit der früheren Palmellaceen-Gattung Pleurococcus identisch sind.

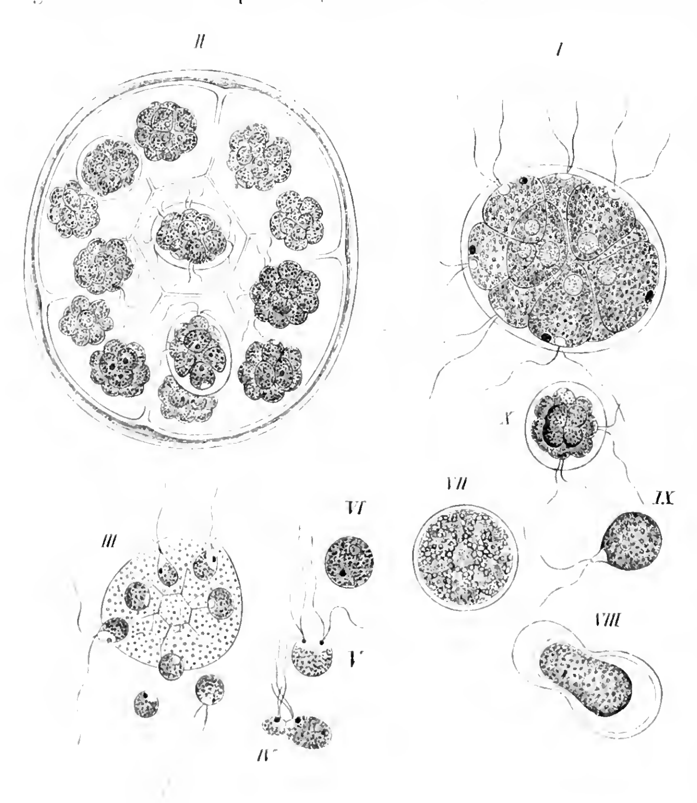



Fig. 167. Entwickelung von Pandorina Morum nach Pringsheim: *I* eine schwärmende Familie, *II* eine solche in 16 Tochterfamilien getheilt; *III* eine geschlechtliche Familie, deren einzelne Zellen aus der verschleimten Hülle austreten; *IV*, *V* Paarung der Schwärmer; *VI* eine eben entstandene, *VII* eine ausgewachsene Zygospore; *VIII* Umbildung des Inhaltes einer Zygospore in eine grosse Schwärmzelle, *IX* dieselbe frei; *X* junge Familie aus der letzteren entstanden.

Bei Pandorina Morum (Fig. 167) wurde der Entwickelungslauf zuerst von Pringsheim vollständig beobachtet, und von ihm hier das erste Beispiel einer Paarung oder Conjugation von Schwärmzellen

1) Cohn: Ueber Bau und Fortpflanzung von Volvox globator in Berichte über die Verh. der schlesischen Ges. für vaterländ. Cultur 1856 (auch Comptes rendus T. 43, 1. Dec. 1856

entdeckt. Pandorina Fig. 167 *I* ist eine der gemeinsten Volvocineen: Die sechszehn Zellen eines Coenobiums sind dicht zusammengedrängt, von einer dünnen Gallerthülle umgeben, aus welcher die langen Cilien hervorragen. Die ungeschlechtliche Vermehrung erfolgt dadurch, dass jede der sechszehn Zellen abermals in sechszehn kleinere Zellen zerfällt; die sechszehn Tochterfamilien (*II*) werden durch Auflosung der Gallerthülle der Mutter frei und jede einzelne, wieder mit Gallerthülle umgeben, wächst zur ursprünglichen Grösse der Mutterfamilie heran. Ganz ähnlich wird auch die geschlechtliche Fortpflanzung eingeleitet; die jungen Familien aber erweichen ihre Gallerthülle, die einzelnen Zellen werden auf diese Weise frei und jede schwärmt einzeln für sich (*III*); diese freien Schwärmer sind von sehr verschiedener Grösse, am Hinterende gerundet, grün, am vorderen die beiden Cilien tragenden spitz, hyalin und mit einem rothen Körperchen versehen. In dem Gewimmel dieser Schwärmer sieht man nun solche, die sich einander paarweise nähern, einander aufsuchen; sie berühren sich zusammentreffend mit ihren Spitzen, verschmelzen zu einem anfangs biscuitförmigen Körper (*IV*), der sich nach und nach zu einer Kugel zusammenzieht (*V*), in welcher man anfangs noch die beiden rothen Körperchen und die vier Cilien an dem vergrösserten hyalinen Fleck wahrnimmt; jene wie diese aber verschwinden bald. Einige Minuten nach dem Beginne der Paarung ist die Zygospore eine kugelige Zelle (*VI*), welche nun ruhig längere Zeit in ihrer Zellhaut liegen bleibt, ihre grüne Farbe in eine ziegelrothe übergehen lässt. Werden die eingetrockneten, unterdessen stark herangewachsenen Kugeln in Wasser gebracht, so beginnt die Keimung nach 24 Stunden; die äussere Schale der Zellhaut bricht auf, eine innere Schicht derselben quillt hervor und enthält nun eine oder zwei bis drei grosse Schwärmzellen, welche endlich austreten (*VIII* und *IX*), nach kurzem Schwärmen sich mit einer Gallerthülle umgeben und durch succedane Theilung in sechszehn Primordialzellen zerfallen, die nun wieder eine Familie wie Fig. *I* bilden.

Nach dem über Pandorina Gesagten wird Fig. 168 genügen, eine Vorstellung von dem Entwickelungslauf einer der schönsten, aber auch seltensten Volvocineen, der Stephanosphaera

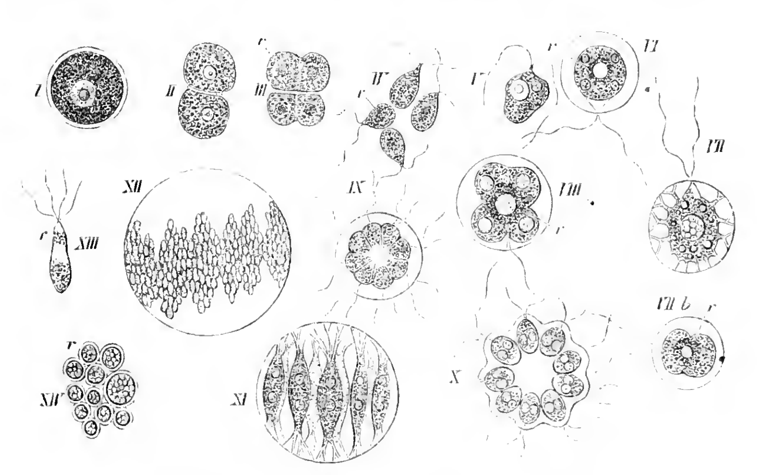



Fig. 168. Stephanosphaera pluvialis nach Cohn und Wichura.

pluvialis zu geben. Sie findet sich hin und wieder im Regenwasser, welches sich in Vertiefungen grösserer Steine ansammelt. Die vegetative Vermehrung der Familien geschieht

und Ann. des sc. nat. 1857, p. 323). — Cohn: Ueber Chlamydococcus und Chlamydomonas, Ber. der schles. Ges. 1856. — Cohn u. Wichura: Ueber Stephanosphaera pluvialis: nova Acta Acad. nat. curios. Vol. 26, p. 1. — Pringsheim: Ueber Paarung der Schwärmsporen in Monatsber. der Berliner Akad. Oktober 1869. — De Bary: bot. Zeitg. 1858, Beilage p. 73. — Rostafinsky: bot. Zeitg. 1871, p. 787.

ähnlich wie bei Pandorina. Nach den Angaben von Cohn und Wichura wird die Reihe dieser Generationen dadurch unterbrochen, dass die Zellen einer Familie sich vielfach theilen (Fig. *XII*), die so entstandenen Schwärmer werden vollständig frei und wahrscheinlich sind sie es, welche ähnlich wie bei Pandorina durch Paarung ruhende Zygosporen erzeugen. Am Grunde des Wassers nämlich häufen sich nach den Beobachtern ruhende Kugeln an (*I*), welche heranwachsend rothe Färbung annehmen. Erst wenn diese Dauerzellen, wahrscheinlich die Zygosporen, eine Zeit lang trocken gelegen haben und dann wieder mit Wasser überfluthet worden sind, keimen sie, indem sich ihr Inhalt in vier bis acht Schwärmzellen auflöst (*II—V*), die Schwärmer umgeben sich mit einer Haut und durch successive Theilung (*VII, VIII, IX*) entsteht noch an demselben Tage ein achtzelliges Coenobium wie Fig. *X* und *XI*, welches Nachts wieder acht neue bewegliche Familien erzeugt.

An die Volvocineen dürften sich wohl zunächst die *Hydrodictyeen* anschliessen, zum Theil wegen der eigenthümlichen Coenobienbildung, noch mehr aber wegen ihres gesammten Entwickelungsganges, den Pringsheim zuerst vollständig dargestellt hat [1]. Wenn auch die Paarung der Schwärmer hier noch nicht beobachtet ist, so stimmt doch ihr Auftreten und ihr weiteres Schicksal mit dem der Volvocineen auffallend überein.

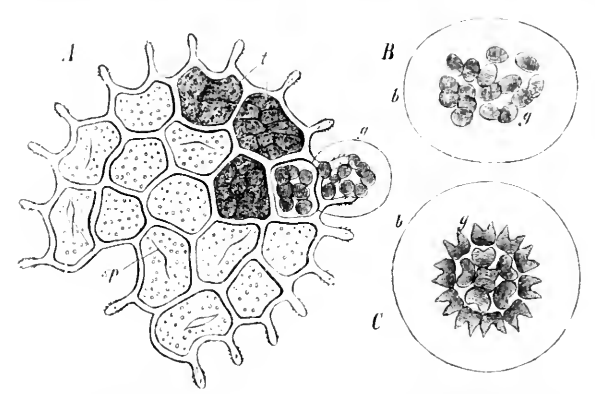



Fig. 169. Pediastrum granulatum, nach A. Braun (100): *A* eine aus verwachsenen Zellen bestehende Scheibe; bei *g* tritt soeben die innerste Hautschicht einer Zelle hervor; sie enthält die durch Theilung des grünen Protoplasma entstandenen Tochterzellen; bei *t* verschiedene Theilungszustände der Zellen; *sp* die Spalten in den bereits entleerten Zellhäuten. *B* die ganz ausgetretene innere Lamelle der Mutterzellhaut, stark erweitert, (*b*) enthält die Tochterzellen *g*, diese sind in lebhaft wimmelnder Bewegung. *C* dieselbe Zellenfamilie 4½ Stunde nach ihrer Geburt, 4 Stunden nach Eintritt der Ruhe der kleinen Zellen; diese haben sich zu einer Scheibe geordnet, welche bereits anfängt, sich zu einer solchen wie in *A* auszubilden.

Die Coenobien pflanzen sich hier dadurch fort, dass in jeder Zelle eine grössere Zahl von Schwärmern gebildet wird, welche innerhalb der Mutterzelle einige Zeit wimmeln, dann aber zur Ruhe kommend sich in specifisch bestimmter Ordnung zusammenlagern und nun gemeinschaftlich weiterwachsen, um sich später in ähnlicher Weise wieder zu vermehren, wie z. B. Fig. 169 bei Pediastrum zeigt. — Bei Hydrodictyon utriculatum, welches in Wassergraben hin und wieder vorkommt, besteht die erwachsene Pflanze, das Coenobium, aus einem sackartig geformten Netz von mehreren Centimetern Länge; dieses Netz wird von sehr zahlreichen cylindrischen Zellen gebildet, welche mit ihren Enden so verwachsen sind, dass sie vier- bis sechseckige Maschen bilden. Die gewöhnliche Vermehrung geschieht dadurch, dass der grüne Inhalt einer Zelle des Netzes in 7000—20000 Schwärmzellen zerfällt, welche in der Mutterzellhaut umherwimmeln, nach einer halben Stunde aber zur Ruhe kommend sich so zusammenordnen, dass sie bei ihrer Streckung wieder ein Netz von der früheren Form bilden, welches durch Auflösung der Mutterzellhaut wieder frei wird und in drei bis vier Wochen die Grösse der Mutterpflanze erreicht, in anderen Zellen eines reifen Netzes dagegen zerfällt der grüne Inhalt in 30000 bis 100000 kleinere Schwärmzellen, welche die Mutterzelle sofort verlassen und stundenlang frei umherschwärmen. Die Vermuthung, dass während dieses Schwärmens Paarung stattfindet, ist durch Beobachtung jedoch noch nicht bestätigt. Zur Ruhe gelangt, werden aber auch hier die Schwärmer kugelig, umgeben sich mit fester Haut und können Monate lang (vor Licht geschützt) austrocknen. Nach mehrmonatlicher Ruhe be-

1) Pringsheim: Monatsber. der Berliner Akad. 13. Dec. 1860.

ginnen diese Kugeln langsam zu wachsen; nachdem sie eine beträchtliche Grösse erreicht haben, zerfällt ihr Inhalt in zwei bis vier grosse Schwärmzellen, die nach einigen Minuten in Ruhe übergehend eine eigenthümliche eckige Form annehmen und zu bedeutender Grösse herauwachsend hornartige Fortsätze treiben. In jedem dieser sogenannten Polyeder zerfällt der grüne wandständige Inhalt abermals in Schwärmzellen, welche sich zwanzig bis vierzig Minuten lang innerhalb eines Sackes bewegen, der aus dem Polyeder hervortritt; zur Ruhe kommend ordnen sie sich zu einem sackförmigen Netz, welches aus 2—300 Zellen besteht, sich aber sonst wie die gewöhnlichen Netze verhält. In manchen Polyedern werden kleinere und zahlreichere Schwärmer gebildet, die aber ebenfalls zu einem Netz zusammentreten.

---

Anhang. Sehr verschieden von den Volvocineen und Hydrodictyeen ist die Gattung Ulothrix, eine Conferve aus gegliederten Fäden von unter sich gleichartigen Zellen. Sie muss hier nur deshalb genannt werden, weil bei ihr ebenfalls Paarung gleichartiger Schwärmzellen stattfindet. Von den einzelnen Gliederzellen des Fadens erzeugen die einen nach Cramer[1]) durch Theilung ihres Inhalts je zwei, vier, acht Schwärmzellen, welche unmittelbar keimen und Ulothrix-Fäden bilden. Andere Glieder dagegen erzeugen sechszehn oder zweiunddreissig kleinere Schwärmer, die nach ihrem Austritt sich ganz wie die von Pandorina paaren; was aus den Zygosporen wird, ist nicht bekannt. — Es scheint fraglich, ob Ulothrix nicht vielleicht näher mit der zu den Oosporen gehörigen Sphaeroplea verwandt ist, da die Paarung der Schwärmer nur als ein einfacherer Fall der dort besprochenen Oosporen-Bildung betrachtet werden kann.

---

B. Die Conjugation wird von ruhenden Zellen ausgeführt. Schwärmzellen fehlen.

a) Die *Conjugaten*[2]) bestehen aus Zellen mit begrenztem Wachsthum, die sich wiederholt und unbegrenzt durch Zweitheilung vermehren; die so entstandenen Zellen leben entweder ganz frei oder bleiben reihenweise verbunden. Sehr auffallende Formen zeigt das Chlorophyll, welches wandständige Bänder, axile Platten oder strahlige, paarweis vorhandene Körper bildet. — Die Copulation wird von den gewöhnlichen vegetativen Zellen ausgeführt, deren Inhalte in verschiedener Weise verschmelzen, worauf sich der conjugirte Körper mit neuer Zellhaut umgiebt und eine Zygospore darstellt, welche erst nach längerer Ruhe keimt und in ihrer Form von den vegetativen Zellen wesentlich verschieden ist. Brutzellen werden nicht gebildet, da die vegetativen Zellen selbst als Vermehrungsorgane fungiren.

De Bary unterscheidet folgende drei Familien:

1) Die *Mesocarpeen* bestehen aus cylindrischen gegliederten Fäden mit axiler Chlorophyllplatte, welche longitudinal neben einander liegend Copulationsfortsätze einander entgegen treiben oder mit knieförmig gekrümmten Stellen einander berühren und durch Resorption der sich berührenden Wandstellen einen breiten Copulationscanal bilden, in welchem das Protoplasma der beiden conjugirenden Zellen sich sammelt, worauf durch zwei oder vier Querwände der Copulationsraum abgegrenzt wird und sich zu einer Zygospore ausbildet. Diese Form der Zygosporen-Bildung erinnert deutlich an ähnliche Vorgänge bei den Zygomyceten. Durch Keimung der Zygospore entsteht sofort wieder ein gegliederter Faden, dessen in der Spore verbleibendes Ende die Basis, das austretende den Scheitel des Fadens darstellt, ohne dass dieser Gegensatz jedoch später festgehalten wird, da alle unter sich gleichartigen Zellen durch Wachsthum und Quertheilung sich vermehren. Hierher gehören die Gattungen Mesocarpus, Craterospermum, Staurospermum.

1) Cramer: naturf. Gesellsch. in Zürich 21. März 1870.
2) De Bary: Unters. über die Familie der Conjugaten. Leipzig 1858.

2. Die *Zygnemeen* bestehen ebenfalls aus cylindrischen gegliederten Fäden mit schraubigen oder geraden, wandständigen Chlorophyllbändern oder paarigen Chlorophyllsternen. Zum Zweck der Copulation legen sie sich longitudinal zusammen, die einzelnen Glieder der beiden Fäden treiben Copulationsfortsätze einander entgegen (vergl. pag. 10 Fig. *V* und *VI*), bis diese sich berühren und durch Auflösung der Berührungsstelle der Wand einen ziemlich engen Canal bilden. Da gewöhnlich gleichzeitig zahlreiche Zellen eines Fadens copuliren, so bilden sie zusammen ein leiterförmiges Gebilde, an welchem die Copulationscanäle die Leitersprossen darstellen. Nach Herstellung des Copulationscanales contrahiren sich die Protoplasmakörper beider Zellen, der eine gleitet durch den Canal zum anderen hinüber und verschmilzt mit ihm zu einer gerundeten Zygospore, welche mit dicker mehrschaliger Haut in der viel weiteren Mutterzellhaut liegen bleibt und welche erst nach langer Ruheperiode keimt, Fig. 170; auch hier macht sich anfangs ein Gegensatz von Basis

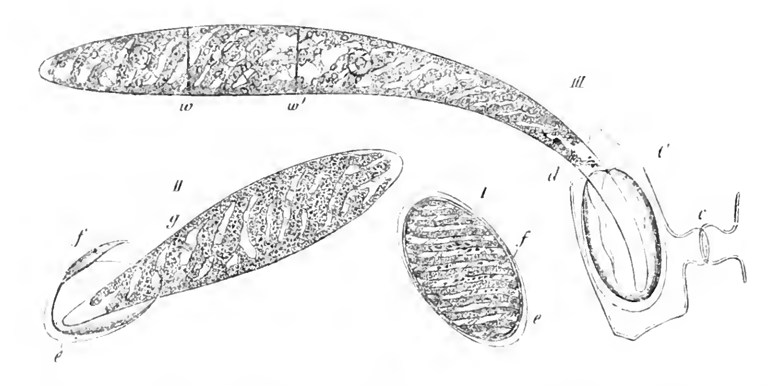



Fig. 170. Keimung von Spirogyra jugalis (nach Pringsheim in Flora 1852 Nr. 30); *I* ruhende Zygospore, *II* beginnende Keimung derselben, *III* weiter entwickelte Keimpflanze aus einer Zygospore, die in der Fadenzelle *C* eingeschlossen war, an welcher noch der Copulationsapparat zu sehen ist. — *e* äussere Zellstoffhaut der Spore, *f* gelblichbraune Hautschicht, *g* die dritte innerste Hautschicht der Spore, welche den Keimschlauch bildet. — *w w'* die ersten Querwände des Keimschlauchs, dessen hinteres Ende (*d*) in einen schmalen Fortsatz auswächst.

und Scheitel an der Keimpflanze geltend, der aber später ebenfalls verwischt wird, indem alle Zellen während der Vegetationszeit sich gleichartig verhalten. Hierher gehören die Gattungen Zygnema, Spirogyra, Mougeotia, Sirogonium, Zygogonium.

3. Die *Desmidieen* bestehen aus einzeln lebenden, seltener in leicht zerfallende Reihen und in Schleim eingebetteten Zellen, welche cylindrisch oder spindelförmig sind, zuweilen mit hornartigen Fortsätzen versehen, in anderen Fällen von kreisförmigem oder elliptischem Gesammtumriss, durch eine tiefe Einschnürung in zwei symmetrische Hälften eingetheilt. Auch wo diese Einschnürung nicht vorkommt, ist der Chlorophyllkörper im Innern der Zelle symmetrisch halbirt oder die Symmetrie durch sogenannte Chlorophyllbläschen und die Vertheilung der Stärkekörner angedeutet. Dieser symmetrischen Bildung entsprechend findet die vegetative Vermehrung der Zellen (Individuen) dadurch statt, dass in der Symmetrieebene (respective innerhalb der Einschnürung) eine Theilungswand entsteht, welche sich in zwei Lamellen spaltet, wodurch beide Hälften getrennt werden; durch Zuwachs an der Trennungsstelle wird ein symmetrisch ergänzendes Stück gebildet. Die Zygosporen-Bildung findet ähnlich wie bei den Zygnemeen statt; in den einfachsten Fällen jedoch, wie bei Cylindrocystis und Mesotaenium u. a., wo die copulirenden Individuen sehr einfach geformt sind, erscheint die Copulation ohne weiteres als eine Verschmelzung, ganz ähnlich wie bei der Paarung der Schwärmzellen von Volvox. Die Zygospore keimt entweder unmittelbar oder ihr Inhalt bildet zwei oder vier Tochterzellen, deren jede die beschriebene vegetative Vermehrung einleitet. Im letztgenannten Fall können wir auch hier wie bei Volvox die Zygospore als einen Fruchtkörper betrachten, der mehrere Sporen in dem für die Muscineen geltenden

Sinne entwickelt; wir finden also in diesem Fall wie dort die erste Andeutung eines Generationswechsels.

Diese Vorgänge sollen nun an dem Beispiel von Cosmarium Bothrytis nach De Bary an Fig. 171 im Zusammenhang dargestellt werden. Die Zellen leben vereinzelt und sind durch eine tiefe Einschnürung symmetrisch halbirt (Fig. *X*), dabei senkrecht auf die Einschnürungsebene zusammengedrückt (*I, a*); in jeder Zellhälfte sind zwei Amylonkörner und acht Chlorophyllplatten vorhanden, welche bogig und paarweise convergirend von zwei Vereinigungsstellen aus nach der Wand verlaufen. — Die Vermehrung der Zellen durch Theilung wird dadurch eingeleitet, dass die engste Zelle der Einschnürung sich etwas verlängert, wobei die äussere dickere Hautschicht durch einen Kreisriss sich öffnet; dadurch erscheinen die beiden Hälften der Zelle auseinander gerückt, durch einen kurzen Canal verbunden, dessen Haut eine Fortsetzung der Innenhautschicht der Zellhälften ist; bald erscheint in dem Verbindungsstück eine Querwand, wodurch die Zelle in zwei Tochterzellen getheilt wird, deren jede eine Hälfte der Mutterzelle ist. Die Querwand, anfangs einfach, spaltet

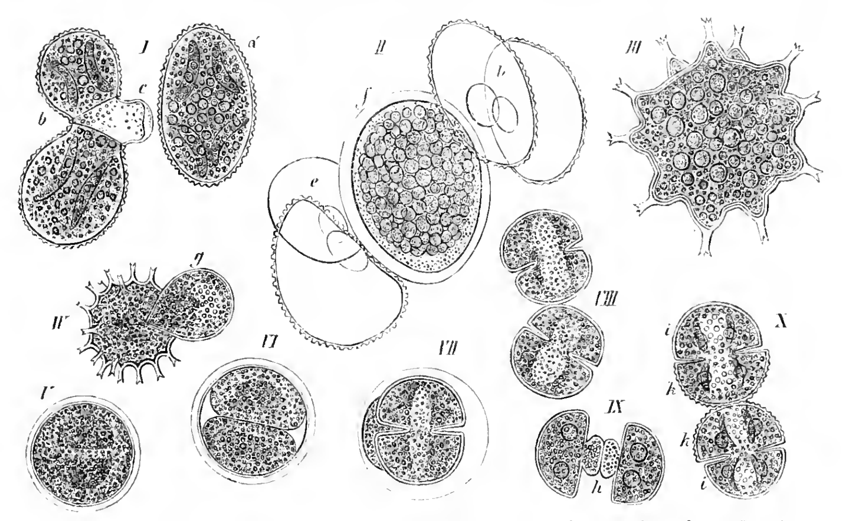



Fig. 171. Cosmarium Bothrytis (nach De Bary l. c.); *I—III* 390mal, *IV—X* 190mal vergrössert.

sich in zwei Lamellen, welche sich sofort gegen einander vorwölben (*IX, h*), jede Tochterzelle besitzt nun einen kleinen, gewölbten Auswuchs, der allmählich hervorwächst und die Form einer Zellhälfte annimmt, so dass nun jede Tochterzelle wieder aus zwei symmetrischen Stücken besteht (*X*); während die Wandung dieses Wachsthum erfährt, wächst auch der Chlorophyllkörper der alten Hälfte in die neu sich bildende Hälfte der Zelle hinein. Die beiden Amylonkörper der alten Zellhälften verlängern sich, schnüren sich ein, theilen sich je in zwei Körner, von den vier Körnern treten zwei in die zuwachsende Hälfte hinüber, und alle vier ordnen sich dann wieder in der früheren symmetrischen Weise an. — Die Copulation findet zwischen paarweise, in gekreuzter Stellung (in weicher Gallerte eingeschlossen) liegenden Zellen statt (*I*). Jede der beiden Zellen treibt gegen die andere aus ihrer Mitte einen Copulationsfortsatz (*I, c*), der sich mit dem anderen berührt; die Copulationsfortsätze sind von einer zarten Haut umgeben, welche die Innenschicht der Zelle fortsetzt, deren derbe Aussenschicht geplatzt ist (*I, c*). Beide Fortsätze schwellen zu einer halbkugeligen Blase an, berühren einander, bis die sie trennende Wand verschwindet, die Inhalte vereinigen sich in dem so gebildeten weiten Canal, der Protoplasmakörper löst sich überall von der Zellhaut ab und zieht sich sphärisch zusammen. Der vereinigte Protoplasmakörper erscheint von einer zarten gallertartigen Haut umgeben (*II, f*), neben ihm liegen die entleerten Zellhäute (*II, e, b*). Die Zygospore rundet sich nun zu einer Kugel, ihre Haut

bildet während des Reifens drei Schichten, eine äussere und innere farblose Zellstoffschicht und eine mittlere, festere braune. Diese schalige Haut wächst nun an mehreren Puncten in stachelartige Fortsätze aus[1]), die anfangs hohl, später solid werden, und deren jeder am Ende noch einige kleinere Zähne erzeugt (*III*). Die Stärkekörner der copulirten Zelle verwandeln sich in der Zygospore in Fett. — Die Keimung beginnt, indem die farblose Innenhaut aus einem breiten Riss der äusseren Schalen hervortritt (*IV*) und zunächst als zartwandige Kugel liegen bleibt, die an Grösse die Zygospore selbst bedeutend übertrifft. Im Inhalte dieser Kugel (V) erkennt man zwei Chlorophyllmassen umgeben von fetthaltigem Protoplasma, sie waren schon vor ihrem Austritt aus der Sporenhaut erkennbar. Der sich contrahirende Inhalt umgiebt sich nun mit einer neuen Haut (*V*), von welcher sich die ältere als zarte Blase abhebt. Nach einiger Zeit schnürt sich der Protoplasmakörper durch eine Ringfurche ein und zerfällt in zwei Halbkugeln, deren jede einen der beiden Chlorophyllkörper enthält (*VI*). Jede Halbkugel bleibt zunächst nackt und schnürt sich abermals ein, diesmal jedoch schreitet die Einschnürung nicht bis zur Mitte, der Körper ändert noch sonst seine Form und jede Hälfte der Keimzelle erscheint nun als eine symmetrisch halbirte Cosmariumzelle (*VII*), die sich mit einer eigenen Haut umgiebt; die Ebenen der Einschnürungen der beiden Keimzellen schneiden die Theilungsebene des Keimkörpers unter rechtem Winkel, sie selbst stehen ebenfalls senkrecht auf einander; die beiden Keimzellen liegen daher gekreuzt in der Mutterzelle. In jeder derselben ordnet sich nun der Inhalt in der oben beschriebenen Weise; die Mutterzellhaut löst sich auf, die Keimzellen treten aus einander. Alle diese Keimungsvorgänge werden in 1—2 Tagen vollendet. Die Keimzellen, deren Haut aussen glatt ist, theilen sich nun in der gewohnten Weise, die neu zuwachsenden Hälften aber werden grösser und aussen rauh (*VIII, IX, X*); die vier Tochterzellen der zwei Keimzellen sind dann also von zweierlei Form; zwei derselben sind gleichhälftig, zwei ungleichhälftig; die letzteren liefern beständig aus Theilungen je eine gleichhälftige und eine ungleichhälftige, jene nur ungleichhälftige Zellen.

4) Die ungemein formenreiche Abtheilung der *Diatomeen*[1] (Bacillarieen) schliesst sich wohl am nächsten den Desmidieen an; zunächst den Conjugaten überhaupt durch Entwickelungsvorgänge, welche mit der Conjugation derselben übereinstimmen oder doch eine gewisse Aehnlichkeit damit haben, den Desmidieen speciell durch die Configuration ihrer Zellen, die Art der Theilung und der Ergänzung durch Zuwachs an den Tochterzellen; gleich den Desmidieen können die unter sich gleichwerthigen Zellen der Diatomeen in Fäden vereinigt bleiben oder ganz isolirt leben; die Neigung der Diatomeen, eine weiche Gallerte auszuscheiden, in welcher sie gesellig leben, findet sich schon bei den Desmidieen in ähnlicher Weise, wenn auch schwächer ausgesprochen; ebenso sind die Bewegungen der Diatomeen denen der Desmidieen nicht ganz fremd; auch die hier sehr starke Verkieselung der Zellhaut findet sich, wenn auch nur schwach angedeutet, schon bei Closterium und anderen Desmidieen; die feine Sculptur der Kieselschale findet ebenfalls, wenn auch in gröberen Formen, ein Analogon an der Zellhaut mancher Desmidieen. Neben den Conjugaten sind die Diatomeen die einzigen Algen, bei denen die Chlorophyllkörper in Form von Platten und Bändern auftreten, allerdings mit dem Unterschied, dass hier auch Formen mit mehr körnerähnlicher Ausbildung vorkommen, und dass der grüne Farbstoff durch einen ledergelben, das Diatomin (Phycoxanthin), in diesen Körpern ähnlich, wie in den Chlorophyllkörnern der Fucaceen, verdeckt ist. — Eine der hervorragendsten Eigenthümlichkeiten der Diatomeen besteht darin, dass ihre verkieselte Zellhaut aus zwei gesonderten Hälften von ungleichem Alter besteht, von denen die eine ältere wie ein Schachteldeckel auf die andere

1) Die wichtigste Arbeit über dieselben ist die von Pfitzer über die Bacillariaceen im II. Heft der botan. Abhdlgn. von Hanstein, Bonn 1871, ferner Schmitt's bot. Zeitg. 1872, pag. 217. — Borščow: die Süsswasserbacillariaceen des südwestl. Russlands (Kiew 1873). — Lüders: Ueber Organisation, Theilung und Copulation der Diatomeen; bot. Zeitg. 1862, Nr. 7 ff. — Ueber den Farbstoff derselben handelt Millardet und Kraus: Comptes rendus, S. LXVI, p. 505 und Askenasy, bot. Zeitg. 1869, p. 790.

jüngere geschoben ist; bei beginnender Zelltheilung schieben sich diese Hälften von einander ab, und nach der Theilung des Inhalts in zwei Tochterzellen bildet jede derselben eine neue Schale an ihrer Theilungsfläche, welche mit ihrem eingeschlagenen Rande (dem Gürtelstück) in dem Gürtelstück der von der Mutterzelle herstammenden Schale steckt; diese letztere greift wie ein Schachteldeckel über das neu gebildete Hautstück; die beiden neuen Hautstücke der beiden Tochterzellen liegen zunächst an einander. Da nach Pfitzer ein Wachsthum der Kieselschalen, die übrigens etwas organische Substanz enthalten, nicht stattfindet, so leuchtet ein, dass die neuen Zellen von Generation zu Generation immer kleiner werden; haben sie so ein gewisses Minimum der Grösse erreicht, so werden dann plötzlich wieder grosse Zellen, die Auxosporen), gebildet, indem der Inhalt der kleinen Zellen die auseinanderfallenden Kieselschalen verlässt und sich entweder blos durch Wachsthum oder durch Conjugation und Wachsthum vergrössert; worauf die Auxosporen sich mit neuen Schalen umgeben. Da die grossen Auxosporen etwas anders geformt sind, als ihre kleineren Mutterzellen und Urmutterzellen, so gehen aus ihrer Theilung nothwendig ebenfalls zunächst anders geformte, verschiedenhälftige Zellen hervor, ähnlich wie bei den Desmidieen. — Die Entstehung der Auxosporen ist nur in wenigen Fällen genauer verfolgt; es scheint, dass dieselben in sehr verschiedener Weise entstehen, aus zwei oder einer Mutterzelle, einzeln oder zu zweien, mit und ohne Copulation, nur darin stimmen sie überein, dass sie an Grösse ihre Mutterzellen weit übertreffen. Es wurde schon erwähnt, dass nach neueren Beobachtungen von Schmitz, bei Coconema Cistula die Auxosporen dadurch entstehen, dass zwei Zellen sich parallel neben einander legen, ihre Inhalte durch Aufklappen der beiden Schalen entlassen, worauf diese, ohne sich auch nur zu berühren, kräftig heranwachsen und so ein paar Auxosporen bilden. Die Diatomeen finden sich in ungeheurer Zahl auf dem Grunde sowohl des Meeres, wie süsser Gewässer und den submersen Theilen anderer Pflanzen anhaftend. — Ausser der gewöhnlichen Protoplasmaströmung im Inneren zeigen sie eine kriechende Ortsbewegung, vermöge deren sie an festen Körpern hingleiten, oder kleine Körnchen ihrer Umgebung an ihrer Oberfläche hinschieben; dies geschieht nur an einer Längslinie der Haut, in welcher Schultze Spalten oder Löcher vermuthet, durch die Protoplasma heraustritt; dieses, bis jetzt jedoch noch nicht direct gesehen, vermittelt wahrscheinlich die gleitende Bewegung.

---

## Chlorophyllfreie Zygosporeen.

### A. Die Conjugation wird von beweglichen Zellen (Myxoamoeben) ausgeführt.

1) Die *Myxomyceten* [1]) weichen in ihrem äusseren Ansehen von den übrigen Thallophyten so sehr ab, dass manche sie selbst ganz vom Pflanzenreich glaubten trennen zu müssen. Beachtet man jedoch nicht das Auffallende in ihrer Gesammterscheinung, hält man sich vielmehr an das morphologisch Wesentliche in den einzelnen Entwickelungsvorgängen derselben, und beachtet man zumal den Umstand, dass die Zellhautbildung bei den niederen Thallophyten überhaupt von nebensächlicher Bedeutung ist, so lässt sich nicht wohl übersehen, dass die Myxomyceten in den wesentlichen Momenten ihrer Entwickelung sich an die Volvocineen anschliessen; und wenn sie von denselben dennoch habituell so ausserordentlich verschieden sind, so ist dies wesentlich auf Rechnung des Umstandes zu setzen, dass sie nicht wie jene im Wasser leben, sondern in den Zwischenräumen feuchter Substrate, wodurch die Art der Bewegung eine wesentlich andere werden muss als bei den Volvocineen; an die

1) De Bary: die Mycetozoen. Leipzig 1864. — Cienkowsky im Jahrb. f. wiss. Bot. III, p. 325 u. 400. — Oscar Brefeld: über Dictyostelium mucoroides (Abhandl. der Senkenberg. Gesellsch. 1869, Bd. VII). — Rostafinski: Versuch eines Systems der Mycetozoen. Strassburg 1873. — Vergl. auch Brefeld: über Mucor racemosus und Hefe in Flora 1873 (am Schluss).

Stelle des Schwimmens und Rotirens, wie wir es bei diesen vorfinden, tritt das Kriechen amoebenahnlicher Protoplasmamassen, wie es in dem Substrat der Myxomyceten allein practicabel ist. Uebrigens ist es bei dem hier gegönnten Raum ganz unnöthig, diese verwandtschaftlichen Beziehungen ausführlich nachzuweisen; es mag genugen, die Entwickelung in ihren Hauptmomenten darzustellen und gelegentlich auf die wichtigsten Analogien hinzuweisen.

Die Myxomyceten werden gewöhnlich erst zu der Zeit bemerkbar, wo sie aus ihrem porosen Substrat heraustretend ihre verhältnissmässig grossen Fruchtkörper bilden; die grössten unter diesen letzteren sind die schwefelgelben, im Sommer auf Gerberlohe erscheinenden Fladen, welche unter dem Namen der Lohblüthe (Aethalium septicum) bekannt sind; die Grösse und ungefähre Form von Haselnüssen zeigen die Früchte von Lycogala, welche aus Baumstumpfen hervortreten. Bei den meisten anderen Myxomyceten sind die Früchte kleine gestielte Kapseln, welche wie die der vorigen zahllose, sehr kleine, rundliche, derbwandige Sporen enthalten; oft kommen bei dem Aufspringen dieser Kapseln noch andere Gebilde zum Vorschein, die man als Capillicium bezeichnet; haarähnliche, oft netzartig oder gitterförmig verbundene Röhren oder Fäden (Fig. 172 *C*), auf deren Ursprung wir zurück-

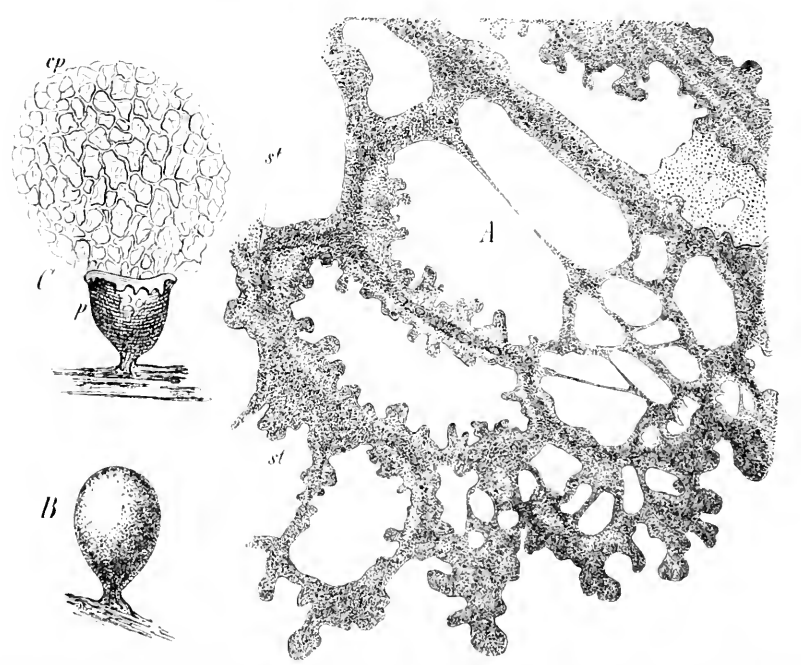



Fig. 172. *A* Plasmodium von Didymium leucopus (nach Cienkowski) 350mal vergr. *B* eine noch geschlossene Frucht von Arcyria incarnata, *C* ein solches nach Zerreissung der Wand *p* und Ausdehnung des Capilliciums *cp* (nach De Bary, 20mal vergr.).

kommen. Bei der einfachsten bis jetzt bekannten, von Brefeld entdeckten Art Dictyostelium mucoroides fehlt sowohl das Capillicium, wie auch die äussere Wand des Fruchtkopfes, der hier nur aus einem parenchymatisch zelligen Stiel und einem rundlichen Sporenhaufen als Köpfchen besteht. An diese am leichtesten zu verstehende Form der Myxomyceten hat man sich zu halten, um ein Verständniss ihrer systematischen Stellung zu erzielen. Die Sporen von Dictyostelium entwickeln sich in dem wässrigen Decoct von Kaninchenmist auf dem Objektträger und erzeugen schliesslich unter den Augen des Beobachters nach einigen Tagen wieder reife Früchte. Die Keimung der Sporen besteht darin, dass der ganze Protoplasmakörper einer solchen aus der geplatzten Haut heraustritt und nun unter amoebenartigen Be-

wegungen umherkriecht und durch Ernährung heranwächst. Es ist unzweifelhaft, dass wir in diesen Amoeben Schwärmzellen zu sehen haben, deren Bewegungsweise nur eben eine andere als bei den gewöhnlichen Schwärmern ist. Nachdem die Amoeben sich beträchtlich vergrössert haben, theilen sie sich nach einigen Tagen und vermehren sich auf diese Weise wiederholt, ein Vorgang, der sich ohne Zweifel mit der vegetativen Vermehrung von Chlamydomonas unmittelbar, aber mittelbar auch mit der von Pandorina vergleichen lässt. Später verschwindet der Zellkern der Amoeben, ihre Bewegung wird träger und die Conjugation beginnt. Die Amoeben kriechen schaarenweise zusammen, legen sich dicht an einander und verschmelzen endlich zu grösseren Klumpen; hat sich erst ein solcher gebildet, so kriechen die übrigen von allen Seiten her gegen dieses Centrum hin zusammen, verschmelzen damit und vergrössern auf diese Weise den Protoplasmakörper, der sich später mehr und mehr abrundet. Nichts hindert die Annahme, dass diese massenhafte Vereinigung von Schwärmzellen eine Conjugation, also ein Geschlechtsact ist in demselben Sinne, wie die Paarung der Schwärmer der Volvocineen; in demselben Sinne haben wir nun aber auch den grossen Protoplasmakörper, der auf diese Weise entsteht und den man als ein Plasmodium bezeichnet, für das Analogon einer Zygospore zu halten; nur umgiebt sich hier die Zygospore nicht mit einer Haut, macht auch keinen Ruhezustand durch, sondern entwickelt sich sofort weiter, indem sich der Protoplasmakörper in eine gestielte Frucht umbildet, welche zahlreiche Sporen erzeugt; diese Sporen können wir ihrer Entstehung zufolge nicht blos mit den aus der Zygospore von Pandorina hervorgehenden Schwärmzellen, sondern auch mit den Ascosporen der Ascomyceten, ja selbst mit den Sporen der Muscineen vergleichen. Die Bildung dieses Fruchtkörpers aus dem rundlichen Plasmodium von Dictyostelium beginnt damit, dass in der Mitte desselben durch freie Zellbildung zahlreiche, mit Zellstoffhaut umgebene Zellen entstehen, welche mit einander zu einem parenchymatischen Gewebe sich vereinigen, welches im Inneren des Plasmodiums eine auf dem Substrat senkrecht stehende Säule oder Stiel darstellt. Indem diese Säule immer höher emporwächst, kriecht das übrige, sie umhüllende Protoplasma an ihr empor, sammelt sich um den Gipfel derselben zu einem runden Klumpen, dessen ganze Substanz nun in zahlreiche Sporen zerfällt. Hier haben wir den Entwickelungsgang eines Myxomyceten in seinem einfachsten Schema vor uns. Bei den meisten anderen Myxomyceten treten grosse Complicationen auf, die Entwickelung wird weitläufiger und die Zurückführung auf unser Schema immer schwieriger. Zunächst ist der Beginn dieser Entwickelung bei allen Myxomyceten wesentlich der gleiche, die Sporen erzeugen eine bis acht austretende Amoeben, diese wachsen und pflanzen sich durch wiederholte Theilung fort, um später in grosser Zahl mit einander zu verschmelzen und Plasmodien zu bilden. Allein die Plasmodien der anderen Myxomyceten gehen nicht sofort zur Bildung des Fruchtkörpers über, sondern leben längere Zeit unabhängig, kriechen in den feuchten Zwischenräumen ihrer Substrate umher, so z. B. die gelben Plasmodien im Inneren der Gerberlohe, die endlich an die Oberfläche hervorkommen und nun zu den grossen Fladen verschmelzen, welche als Lohblüthe bekannt sind. Andere Plasmodien kriechen längere Zeit in verwesendem Holz oder zwischen faulem Laub umher, um endlich ebenfalls auf die Oberfläche hervorzutreten und dann gewöhnlich zahlreiche Fruchtkörper auf einmal zu bilden. Von der Art und Weise, wie bei diesen Bewegungen der Plasmodien netz-

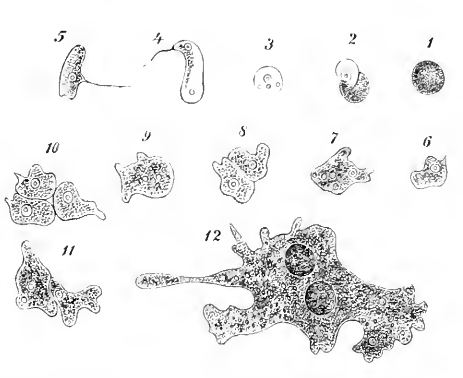



Fig. 173. Physarum album nach Cienkowski. — 1 Spore, 2 Austritt ihres Inhalts; 3 der befreite Inhalt; 4, 5 dieser als Schwärmer mit einer Cilie; 6, 7 nach Verlust der Cilie; 9, 10, 11 Verschmelzung der Amoeben; 12 ein kleines Plasmodium.

artige Formen entstehen, mag Fig. 172 A eine Vorstellung geben; die Substanz des Plasmodiums im Inneren körnig und wasserreich, aussen durch eine homogene Hautschicht begrenzt, ändert fortwährend ihre Form, es entstehen an verschiedenen Stellen Ausstülpungen, die sich gewissermassen fliessend und kriechend fortbewegen, sich verzweigen, unter einander anastomosiren, während von hinten her die Substanz nachfliesst und auf diese Weise ein Fortkriechen des ganzen Systems ermöglicht. Unmittelbar vor der Zeit der Fruchtbildung macht sich das Streben geltend, an aufrechten Körpern emporzukriechen, so dass schliesslich die Fructification oft weit entfernt von dem ursprünglichen ernährenden Substrat auf Pflanzen, Stengeln, Blättern stattfindet. Zum Zweck der Fructification sammelt sich das Plasmodium an gewissen Stellen, bildet entweder einen breiten Kuchen, wie bei der Lohblüthe, oder aufstrebende weiche Auswüchse, welche nach und nach die Form der späteren Früchte annehmen, meist die von gestielten Kugeln, Keulen oder gewundenen Röhren[1], Gestaltungsvorgänge, welche sich gewöhnlich in einigen Stunden vollziehen. Es wurde schon gesagt, dass der reife Fruchtkörper gewöhnlich von einer festen Haut umgeben ist, und dass im Inneren häufig ein sogenanntes Capillicium entsteht, in dessen Zwischenräumen die zahlreichen Sporen liegen. Die Fruchtwand sowohl wie das Capillicium ist nicht aus Cellulose gebildet, ebenso wie der gewöhnlich hohle Fruchtstiel; man darf vielmehr annehmen, dass die Substanz des Plasmodiums, nachdem es bereits die Umrisse des Fruchtkörpers angenommen hat, sich einfach in zweierlei Substanzen differenzirt, von denen die eine in mannigfaltiger Form zu Häuten und Röhrchen, soliden Strängen erhärtet und so den Stiel, die Fruchtwand und das Capillicium bildet. Das übrige für weitere Entwickelung befähigte Protoplasma dagegen zerfällt in kleine gerundete Portionen, die sich mit Zellhäuten umgeben und so die Sporen darstellen. Die Substanz der Fruchtwand und des Capilliciums entspricht daher, wie schon Brefeld bemerkte, der quellungsfähigen Masse, welche zwischen den Conidien den Kugelraum des Conidienträgers der Mucorineen erfüllt: auch bei der freien Zellbildung, durch welche die Ascosporen der Ascomyceten entstehen, bleibt oft ein beträchtlicher Theil, der offenbar ungeeignet ist, in eine entwickelungsfähige Spore einzutreten, im Ascus übrig.

Bei jener Differenzirung des Protoplasma in Sporen und in jene nicht weiter entwickelungsfähigen Portionen (Fruchtwand, Capillicium) entledigt es sich auch anderer für die Fortpflanzung überflüssiger Inhaltsportionen, vor allem des Kalkes, der oft in grossen Quantitäten als kohlensaurer Kalk in feinkörniger Form ausgeschieden wird, und der gelben Substanz, welche in lockeren Flocken die Fruchtkörper der Lohblüthe überziehen.

Schliesslich sei noch bemerkt, dass unter ungünstigen Lebensbedingungen sowohl die einzelnen Schwärmer (Amoeben), wie auch junge und alte Plasmodien vorübergehende Ruhezustände annehmen, indem die ersteren sich einfach mit einer Haut umgeben, die letzteren aber in Zellenhaufen sich umwandeln[2].

B. Die Conjugation wird von unbeweglichen (nicht schwärmenden) Zellen ausgeführt.

Die *Zygomyceten*[3]. Der Vegetationskörper, den man hier sowie bei allen chlorophyllfreien Thallophyten oder Pilzen als Mycelium bezeichnet, besteht aus einem vielfältig verzweigten Schlauch, Fig. 174 *Bm*, in welchem erst, wenn er vollständig ausgewachsen ist,

1) Als »Aethalium« bezeichnet Rostafinski grosse Fruchtkörper, welche durch Verschmelzung mehrerer einfacher Fruchtkörper entstehen, also Syncarpien derselben, wie bei der Lohblüthe.

2) Ueber die vielleicht mit den Myxomyceten verwandten Chytridineen vergl. Braun in Abhandl. der Berliner Akademie 1856, p. 22. — De Bary und Woronin: Berichte der naturf. Gesellsch. in Freiburg 1863, Bd. III, Heft II und Woronin: bot. Zeitg. 1868, p. 81.

3) Brefeld: botan. Unters. über Schimmelpilze, Heft I. Leipzig 1872. Van Tieghem: recherches sur les Mucorinées (Acad. d. sc. nat. 5e série XVII) und in der Uebers. meines Lehrbuchs, p. 336 ff.

und bei der Vorbereitung zur ungeschlechtlichen oder geschlechtlichen Fortpflanzung Querwände entstehen. Die Verzweigungen eines solchen Myceliums gehen sämmtlich von einem Keimschlauch aus, der aus einer Brutzelle entstanden ist, und können im Laufe weniger Tage einen Flächenraum von mehreren Quadratcentimetern überspinnen. Auf organischen Substraten, z. B. auf und in Früchten, auf Brot, Leim oder selbst auf zuckerhaltigen Flüssigkeiten oder Mist wachsend nehmen die Myceliumzweige die Nährstoffe auf, ja manche Arten derselben wachsen auf anderen ihrer Verwandten als Schmarotzer, denen sie durch besondere Saugorgane (Haustorien) ihren Zellinhalt entziehen (Fig. 175 *h*).

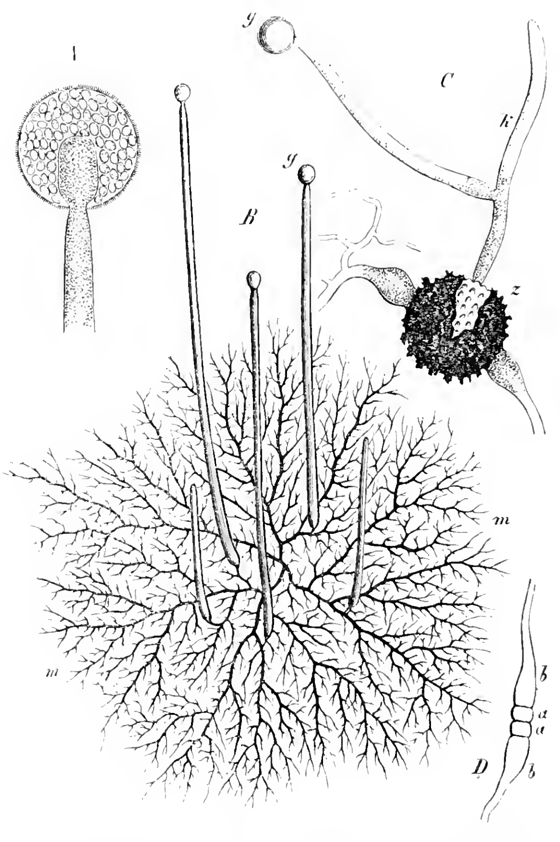



Fig. 174. *B* Mycelium (3 Tage alt) von Phycomyces nitens in einem Tropfen Gelatin mit Pflaumendecoct gewachsen, die feinsten Verzweigungen sind weggelassen; *g* die Gonidienträger *A* ein Gonidienträger von Mucor Mucedo im optischen Längsschnitt. — *C* eine keimende Zygospore von Mucor Mucedo *z*, der Keimschlauch *k* treibt hier einen seitlichen Gonidienträger *g*, freie copulirende Zweige *b b*, deren noch nicht verschmolzene Enden *a a* bereits durch Querwände abgegrenzt sind; aus den verschmolzenen Zellen *a a* entsteht die Zygospore. *A*, *C*, *D* nach Brefeld, *B* nach der Natur.

Ungeschlechtliche Regeneration und Vermehrung dieser Mycelien kann durch eine unbegrenzte Zahl von Generationen hindurch stattfinden, bevor es unter günstigen Bedingungen endlich zur Bildung von Conjugationsorganen, d. h. zu geschlechtlicher Fortpflanzung kommt. Die ungeschlechtlichen Brutkörner entstehen auf zweierlei Weise: bei der Familie der Mucorineen wachsen aus dem Mycelium senkrecht in die Luft aufsteigend dicke Zweige empor, welche eine Höhe von vielen Centimetern erreichen können und zuletzt am freien Ende kugelig aufschwellen (Fig 172 *Bg*). Im Inhalt dieser Kugel entstehen zahlreiche rundliche Brutkörner, welche nach dem Zerreissen der Kugelwand frei werden, und durch ihre sofort eintretende Keimung wieder Mycelien erzeugen Bei einer zweiten Familie, die wir als die Piptocephaliden bezeichnen wollen, entstehen die Brutkörner ebenfalls an aufrechten Trägern, die sich aber oben vielfach verzweigen und an den Zweigenden durch Abschnürung zahlreiche Brutkörner (Stilogonidien oder Conidien) bilden, die ganz wie im vorigen Fall unmittelbar neue Mycelien erzeugen. — Ausser diesen normalen ungeschlechtlichen Fortpflanzungsorganen bildet das Mycelium nicht selten sogenannte Gemmen, indem seine Zweigschläuche durch Querwände in kurze Glieder zerfallen, sich abrunden und im Stande sind, unter günstigen Verhältnissen neue Mycelien zu erzeugen. Auf diese Weise erklärt sich die Bildung der sogenannten Mucorhefe (von Mucor racemosus)[1]), die der ächten

---

1) Vergl. Brefeld: Flora 1873, Nr. 25.

Hefe um so ähnlicher sieht, als die Gemmen in ungeeigneter Ernahrungsflüssigkeit sich durch hefeähnliche Sprossung vermehren können.

Unter besonderen Umständen wird das Mycelium befähigt, den morphologischen Abschluss seiner Entwickelung in der Bildung von Geschlechtsorganen zu erreichen; alsdann entstehen an benachbarten, über einander hinkriechenden Aesten des Myceliums dickere, keulenformig anschwellende Zweige, deren Scheiteltheile einander berühren, durch Auflosung der Haut an der Berührungsstelle verschmelzen (Fig. 172 *D* und 175 *Z*, ferner Fig. 162 *B*), nachdem sich rechts und links von dieser Copulationsstelle in jedem der Schläuche eine Querwand gebildet hat; in dem so abgegrenzten Copulationsraum sammelt sich das Protoplasma, und durch sehr beträchtliches Wachsthum des ganzen abgegrenzten Raumes (Fig. 174 *C*) oder nur seines mittleren Theiles (Fig. 175 *Z*) entsteht eine verhältnissmassig sehr grosse Zygospore, deren dicke äussere, meist dunkelgefärbte Schale Buckeln oder stachlige Auswüchse bekommt. Die Zygospore keimt erst nach längerer Ruhe und erzeugt dann nicht ohne Weiteres ein neues Mycelium der gewöhnlichen Art, sondern ihre innere Haut tritt die äussere sprengend in Form eines Schlauches hervor, der sofort zu einem Conidienträger auswächst (Fig. 174 *C*), dessen zahlreiche Brutzellen erst neue Mycelien erzeugen. Es erinnert dies Verhalten offenbar an die Keimung der Zygosporen von Volvox, und an die weiter unten zu beschreibende Keimung der Oosporen von Oedogonium und Cystopus, die zwar keine Conidienträger, aber doch mehrere (schwärmende) Gonidien bilden, aus denen dann erst neue Pflanzen hervorgehen. Man könnte hier wie dort also die Zygospore als eine Sporenfrucht bezeichnen, die mit ihrem Gonidienträger zusammen eine zweite Generation darstellt, nur sind hier die Fruchtsporen den gewöhnlichen ungeschlechtlichen Brutzellen vollkommen gleich.

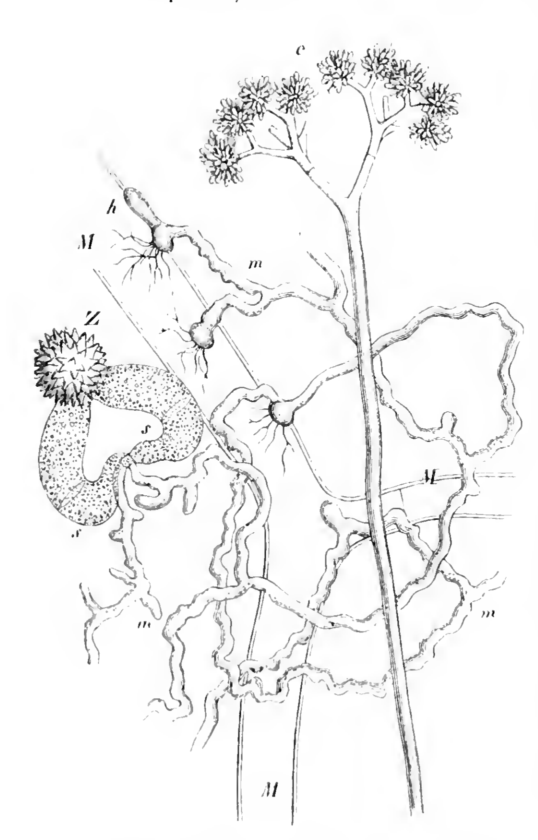



Fig 175. Piptocephalis Freseniana nach Brefeld. — *M* ein Stück des Myceliums von Mucor Mucedo, von welchem das Mycelium *m m* der Piptocephalis sich nähert; bei *h* die in den Mucor-Faden eingedrungenen Haustorien. — *c* ein Conidienträger, *s s* die beiden conjugirenden Mycelzweige, welche die Zygospore *Z* bilden.

Die Zygomyceten zerfallen, soweit sie bis jetzt bekannt sind, in zwei Familien:

1) Die Mucorineen, deren Gonidien im Inneren von kugeligen Trägern durch freie Zellbildung entstehen. Hierher gehört die Gattung Mucor, bei welcher die Gonidien durch Zerbersten der gebrechlichen Kapselwand frei werden, während diese bei der Gattung Pilobolus fest ist, bei der Reife aber sich an der Basis abtrennt und sammt den Sporen durch einen Elasticitätsvorgang weit weggeschleudert wird. Mucor Mucedo ist einer der gemeinsten Schimmelpilze, auf Früchten, Brod, Mist, selbst im Inneren von allen Nüssen und Aepfeln anzutreffen, in welche das Mycelium eindringt. Mucor Stolonifer überzieht in kurzer Zeit grosse Strecken der genannten Substrate, indem das Mycelium stolonen-

ähnliche, sehr lange Zweige treibt, die sich am Ende festwurzeln, Conidienträger mit schwarzen Köpfchen bilden. Das Mycelium kann sogar durch die Kalkschale von frischen Hühnereiern eindringen und im Luftraum derselben Conidienkapseln bilden. Phycomyces nitens ist ausgezeichnet durch seine 10, selbst 15 Centimeter hohen Conidienträger von violetter Farbe. Die Gattung Thamnidium bildet am Ende ihrer hohen Fruchtträger je eine grosse, gewöhnliche Conidienkapsel, weiter unten dagegen Quirle von kleinen Zweigen mit ganz kleinen Kapseln, die nur wenige Conidien enthalten. Die Gattung Pilobolus erscheint fast jedesmal, wenn man frischen Pferdemist mit einer Glasglocke bedeckt.

2) Die Piptocephaliden bilden auf ihren am Gipfel vielfach verzweigten Conidienträgern zahlreiche Stilogonidien. Die beiden von Brefeld genau beschriebenen Gattungen Chaetocladium und Piptocephalis schmarotzen auf Mucor Mucedo, wie Fig. 173 specieller zeigt.

Klasse III.

## Die Oosporeen.

Wir vereinigen in dieser Klasse alle diejenigen sowohl chlorophyllhaltigen, wie chlorophyllfreien Thallophyten, deren geschlechtliche Fortpflanzung durch Oogonien vermittelt wird. Ein Oogonium ist eine gewöhnlich durch ihre Grösse und Form ausgezeichnete Zelle, in welcher der Inhalt entweder durch einfache Contraction und Abrundung nur eine einzige nackte Primordialzelle bildet, welche für sich die Eizelle, Oosphaere, darstellt, und immer in der Haut des später geöffneten Oogoniums liegen bleibt — oder der Inhalt des Oogoniums theilt sich in zwei oder zahlreiche Portionen, die sich abrunden, contrahiren und ebenso viele Eizellen oder Oosphaeren darstellen. Die Befruchtung dieser Oosphaeren wird durch Antheridien vermittelt, in welchen entweder selbstbewegliche Spermatozoiden erzeugt werden, welche in die Oosphaeren eindringend diese befruchten, oder es findet zwischen dem Antheridium und Oogonium, wie Pringsheim bei den Saprolegnieen gezeigt hat, eine Art Conjugation statt. Abgesehen von der sehr einfach gebauten Sphaeroplea ist die Antheridium-Zelle immer kleiner und anders geformt als das Oogonium; die beweglichen Spermatozoiden, welche entweder durch blosse Contraction des Inhaltes, oder gewöhnlicher durch Theilung desselben in sehr zahlreiche Portionen entstehen, sind immer viel kleiner als die Oosphäre und zwar gewöhnlich so, dass die letztere an Masse viele hundert- oder viele tausendmal das einzelne Spermatozoid übertrifft; in diesem beträchtlichen Grössenunterschied und in dem Umstand, dass die Oosphaere immer unbeweglich ist und ihre Befruchtung durch die herbeischwimmenden Spermatozoiden erwartet, liegt wesentlich der Unterschied dieses Sexualactes gegenüber der Conjugation. Nach der Befruchtung verhält sich die aus der Oosphaere entstandene Oospore aber ganz ähnlich wie eine Zygospore, sie umgiebt sich mit fester Haut und muss (abgesehen von den Fucaceen) vor ihrer Keimung eine Ruheperiode durchmachen. Die Keimung ist in den meisten Fällen eine indirecte, d. h. der Inhalt der Oospore wächst nicht ohne Weiteres zu einer Pflanze aus, sondern er theilt sich zunächst in einige oder zahlreiche Zellen, welche als nackte Schwärmzellen austreten und dann ebenso viele neue Pflanzen erzeugen. In solchen Fällen kann also die Oospore, ähnlich wie wir es bereits bei den Zygosporen mehrfach gefunden haben, als eine sehr einfache Sporenfrucht oder als eine zweite Generation betrachtet werden, die Oosphaere ist insofern der Eizelle

im Archegonium der Moose vergleichbar; die reife Oospore mit ihrem in Schwärmer zerfallenden Inhalt ist dann das sehr einfache Aequivalent einer Moosfrucht, wie bereits Pringsheim, dessen glänzenden Untersuchungen wir fast alles hier Mitgetheilte verdanken, ausgesprochen hat. Wie bei den Zygosporen finden sich aber auch hier solche Fälle, wo die Oospore direct keimfähig ist, wie z. B. bei den Fucaceen, wo auch die Ruheperiode wegfällt.

Der Vegetationskörper der Oosporeen besteht entweder aus unter sich ganz gleichwerthigen Zellen, wie bei Sphaeroplea, die in dieser Beziehung sich den Conjugaten anschliesst und deren fadenförmiger Thallus nicht einmal den Gegensatz von Basis und Scheitel zeigt. Bei einer grösseren Gruppe der Oosporeen besteht der Thallus bis zur Fruchtbildung aus einer einzigen schlauchförmigen, oft sehr weitläufig verzweigten Zelle, ähnlich wie bei den Zygomyceten; eine dritte Stufe der Ausbildung gewinnt der Vegetationskörper da, wo er gegliederte und verzweigte Fäden darstellt, aus verschiedenartigen Gliederzellen gebildet ist und wo die an einem festen Substrat sitzende Pflanze einen scharf ausgesprochenen Gegensatz von Basis und Scheitel erkennen lässt. Endlich begegnen wir hier bereits einer Abtheilung im Pflanzenreich, wo der Vegetationskörper bei sehr beträchtlicher Massenanhäufung ein wirkliches Gewebe mit Differenzirung von Hautschichten und Grundgewebe erkennen lässt (Fucaceen).

Ungeschlechtliche Regeneration durch Gonidien fehlt sowohl bei der einfachsten hieher gehörigen Form (Sphaeroplea), wie auch bei den höchst entwickelten (den Fucaceen). Der Thallus der übrigen erzeugt dagegen gewöhnlich in sehr reichem Masse Gonidien, durch welche die Fortpflanzung viele Generationen hindurch stattfinden kann, ähnlich wie die Marchantien sich durch ihre Brutknospen fortpflanzen. Die Gonidien entstehen entweder einzeln oder zu vielen als Endogonidien in Schläuchen, um dann als Schwärmzellen auszutreten, oder sie entstehen durch blosse Abschnürung an besonderen Zweigen (Stilogonidien) und sind dann unbeweglich, können jedoch ihren Inhalt sofort in bewegliche Schwärmzellen umwandeln (Peronosporeen).

Bei der systematischen Uebersicht können wir hier die chlorophyllfreien Formen einer bestimmten Abtheilung der chlorophyllhaltigen einreihen, da die Verwandtschaft in diesem Falle von Niemand bezweifelt wird.

**A. Sphaeroplea annulina** [1]) ist einstweilen noch der einzige Vertreter einer Abtheilung, die wir als die einfachst organisirte unter den Oosporeen betrachten müssen. Sie besteht im vollständig entwickelten Zustand aus cylindrischen Fäden, welche durch Querwände in sehr lange Glieder getheilt sind, deren grünes Protoplasma Reihen von grossen Vacuolen einschliesst und so gürtelartige Ringe bildet. Die Zellen sind unter einander im vegetativen Zustand völlig gleichwerthig, erst bei Eintritt der sexuellen Fortpflanzung tritt ein Unterschied insofern hervor, als die einen Zellen ausschliesslich Spermatozoiden, die anderen Oosphaeren bilden, die letzteren entstehen in grösserer Zahl innerhalb einer Zelle, indem der Inhalt nach verschiedenen vorläufigen Veränderungen in mehrere kugelige Portionen zerfällt, an deren jeder ein hyaliner Fleck vorhanden ist. Die Spermatozoiden entstehen in ausserordentlich grosser Zahl ebenfalls durch Theilung des gesammten Inhalts einer Zelle, der vorher eine gelblich braune Färbung angenommen hat. In beiden Arten von Geschlechtszellen werden an der festen Wand durch Resorption zahlreiche Löcher gebildet, durch welche die Spermatozoiden austreten, um dann massenhaft in diejenigen Zellen einzudringen, in welchen die Oosphaeren liegen. Der äusseren Form nach sind also die Antheridien und Oogo-

1) Cohn: ann. d. sc. nat. 4m série T. 1856, p. 187.

nien einander gleich, ihre Oosphaeren und Spermatozoiden aber sehr verschieden; die letzteren sind gestreckt, keulenförmig, am spitzen Ende mit zwei Cilien versehen. — Die befruchteten Oosphaeren umgeben sich mit dicker warziger Haut; ihr Inhalt färbt sich ziegelroth und erst in der nächsten Vegetationsperiode beginnt die weitere Entwickelung, indem sich der rothe Inhalt durch successive Zweitheilung in eine grössere Zahl von Primordialzellen theilt, welche aus der Oospore austreten, mit zwei Cilien schwärmen und, nachdem sie zur Ruhe gekommen sind, keimen; hierbei wächst die anfangs kurz spindelförmige Zelle hinten und vorn zu einem haarähnlichen Schlauch aus, so dass Vorder- und Hinterende einander vollkommen gleich sind, ein Gegensatz von Basis und Scheitel also nicht hervortritt. Nachdem der Körper beträchtlich gewachsen ist, treten die Quertheilungen ein, es entsteht ein aus gleichwerthigen Gliedern zusammengesetzter Faden.

### B. Coeloblasten.

Unter dem Namen Coeloblasten fassen wir vorläufig alle diejenigen Oosporeen zusammen, deren Thallus aus einer einzigen (kernlosen) schlauchförmigen, mehr oder minder verzweigten, an einer Stelle gewöhnlich festgewachsenen Zelle besteht. Erst zum Zweck der Fortpflanzung werden bestimmt geformte Zweige durch Querwände abgetrennt. Diese Pflanzen sind also nicht streng einzellig, sondern nur der Vegetationskörper im engeren Sinne ist es. In allen genau beobachteten Fällen findet ungeschlechtliche Regeneration durch Stilogonidien oder bewegliche Endogonidien statt. Die Oogonien und Antheridien sind meist Endglieder kurzer Seitenzweige und von sehr verschiedener Gestalt; jene mehr oder minder kugelig, diese schlauchförmig, meist dicht neben einander entstehend.

## Chlorophyllhaltige Coeloblasten.

1) *Vaucheria*[1]) besteht aus einer einzigen schlauchförmigen, verschiedenartig verzweigten, einige bis 30 Ctm. langen Zelle, die keinen Zellkern enthält und sich auf feuchter schattiger Erde oder im Wasser entwickelt. Das festsitzende Ende derselben ist hyalin und kraus verzweigt, der freie Theil enthält innerhalb der dünnen Zellhaut eine an Chlorophyllkörnern und Oeltröpfchen reiche Protoplasmaschicht, die den grossen Saftraum umschliesst. Dieser Theil des Thallus bildet einen oder mehrere Hauptäste oder Stämme, welche unter ihrer fortwachsenden Spitze (*s*) sich verzweigen, nur bei V. tuberosa ist die Verzweigung auch dichotomisch; bei monopodialer Anlage bilden sich die Seitenzweige oft sympodial aus. — Am Anfang der Vegetationsperiode im Frühjahr entstehen die Pflanzen aus den überwinterten Oosporen und pflanzen sich zunächst durch mehrere Generationen auf ungeschlechtlichem Wege fort. Die dazu dienenden Brutzellen entstehen entweder durch blosse Abschnürung gewisser Zweigenden, oder durch ausschlüpfende, sehr grosse Schwärmzellen, welche auf der ganzen Oberfläche mit sehr kurzen Cilien bedeckt sind. Zwischen beiden Formen zeigen die verschiedenen Arten von Vaucheria abgestufte Uebergänge; bei V. tuberosa z. B. schwellen Aeste bedeutend an, schnüren sich an der Basis ab und treiben ohne Weiteres einen oder mehrere Keimschläuche; bei V. geminata wird der Inhalt eines oval angeschwollenen Astes durch eine Querwand abgegrenzt, er zieht sich zusammen und bildet eine neue Haut, und die so gebildete Brutzelle wird entweder durch Zersetzung der Mutterzellhaut frei oder fällt sammt derselben ab, um nach einigen Tagen zu keimen. Die Brutzellen von V. hamata bilden sich auf gleiche Art, werden aber durch einen Ruck herausgeworfen, bleiben ruhig liegen, um in der nächsten Nacht zu keimen. Bei anderen Arten (V. sessilis, sericea, pilobolides) contrahirt sich der abgegrenzte Inhalt eines Astes und dringt durch einen Riss an der Spitze desselben als Schwärmzelle hervor, deren Bewegung jedoch bei V. sericea nur $\frac{1}{2}$—$1\frac{1}{2}$ Minuten dauert, in anderen Fällen aber stundenlang fortgesetzt

1) Pringsheim: Ueber Befruchtung und Keimung der Algen. Berlin 1855 und Jahrb. f. wiss. Bot. II, p. 470. — Schenk: Würzburger Verhandl. Bd. VIII, p. 235. — Walz: Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. V, p. 127. — Woronin: bot. Zeitg. 1869, Nr. 9 u. 10.

wird. Die Rotation beginnt bei V. sessilis, wie ich bestimmt gesehen, schon während des Austritts und ist die Oeffnung der Mutterzelle zu klein, so zerreisst die Schwärmzelle in zwei Theile, deren jeder sich abrundet und wieder eine ganze Schwärmzelle darstellt; die aussere schwimmt fort, die andere bleibt rotirend in der Mutterzelle zurück. Die Bildung der Brutzellen beginnt wie bei den meisten andern Algen und Pilzen in der Nacht, am Mor-

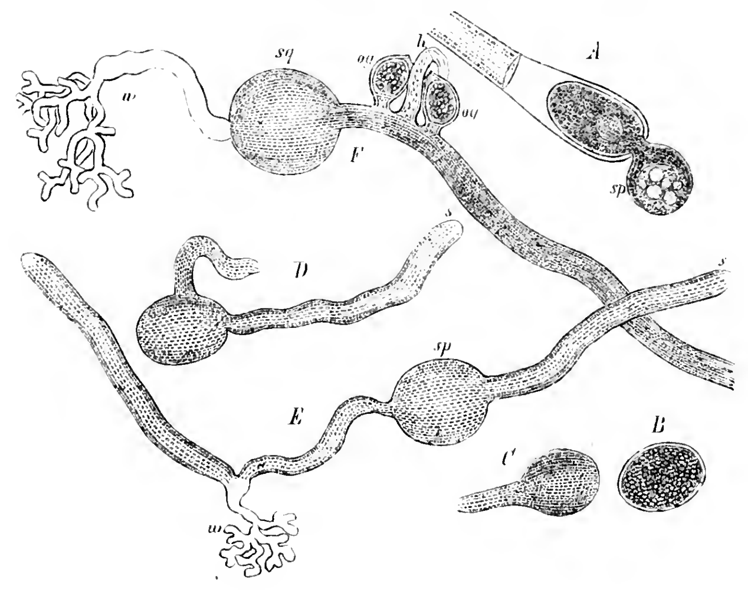



Fig. 176. Vaucheria sessilis (etwa 30mal vergr.).

gen treten sie aus und ihre Keimung beginnt am Tage oder in der folgenden Nacht. Bei der Keimung werden ein oder zwei grüne Schläuche (Fig. 176 *CD*) gebildet oder es entsteht zugleich ein wurzelähnliches Haftorgan (*E Fw*). — Die Oogonien und Antheridien entstehen als seitliche Ausstülpungen eines chlorophyllhaltigen Schlauches (Fig. 176 *AB*), zuweilen schon an einem Keimschlauch der Schwärmzelle. Alle Vaucherien sind monöcisch, beiderlei Geschlechtsorgane meist ganz dicht beisammen. Die Antheridien (Fig. 177 *h a*) sind die Endzellen dünnerer Zweigschläuche, deren mit nur wenig Chlorophyll versehener Inhalt zahlreiche und sehr kleine Spermatozoiden bildet (Fig. 177 *D*); diese treten aus der am Scheitel geplatzten Antheridiumzelle aus. Bei mehreren Arten sind die Antheridien hornartig gekrummt, bei anderen (V. sericea) gerade oder krumme Beutel (V. pachyderma). Bei der von Woronin entdeckten V. synandra entstehen zwei bis sieben Hörnchen auf der eiförmigen, grossen Endzelle eines zweizelligen Astes. — Die Oogonien entstehen aus dickeren, mit Oel und Chlorophyll dicht erfüllten Ausstülpungen (*og* in *A* und *B*); sie schwellen meist schief eiformig an und endlich wird ihr Inhalt durch eine Querwand abgegrenzt (*F*, *osp*). Die grüne grobkörnige Masse sammelt sich im Centrum des Oogoniums, während sich am Schnabel desselben farbloses Protoplasma anhäuft, an welcher Stelle das Oogonium sich öffnet; in diesem Augenblick contrahirt sich der ganze Inhalt und bildet die Oosphaere; bei manchen Arten wird ein farbloser Schleim aus der Schnabelöffnung hervorgestossen. Nach dem Eintritt der Spermatozoiden umkleidet sich die Oosphaere mit einer dicken Haut, der Inhalt wird roth oder braun und die Oospore beginnt nun ihre Ruheperiode. — Die Bildung der Oogonien und Antheridien beginnt Abends, wird am nächsten Vormittag vollendet und zwischen zehn und vier Uhr des Tages erfolgt die Befruchtung.

An die Vaucherien schliessen sich durch die Form ihres Thallus, der einen meist vielverzweigten, aber nicht durch Querwände gegliederten Schlauch darstellt, eine Reihe anderer

Gattungen an, die man früher mit jenen zusammen unter dem Namen der Siphoneen zusammenfasste, deren geschlechtliche Fortpflanzung aber, wenn sie überhaupt existirt, bis jetzt unbekannt ist. Es bleibt daher unsicher, ob die Siphoneen eine natürliche Gruppe bilden. Die Art ihrer Gonidienbildung spricht wenigstens nicht dagegen. Es genüge folgende Formen zu erwähnen: Botrydium[1]), die junge Pflanze ist eine kugelige Zelle, an welcher später eine hyaline Verlängerung hervortritt, die wurzelartig verzweigt, in die Erde eindringt, während der obere Theil zu einer eiförmigen Blase anschwillt, in welcher das Protoplasma einen Wandbeleg mit Chlorophyllkörnern bildet; aus diesem entstehen nach vollendetem Wachsthum zahlreiche Keimzellen, die dadurch frei werden, dass die Haut der Mutterzelle sich gallertartig auflockert, zusammensinkt und zerfliesst. Dies ist offenbar ein

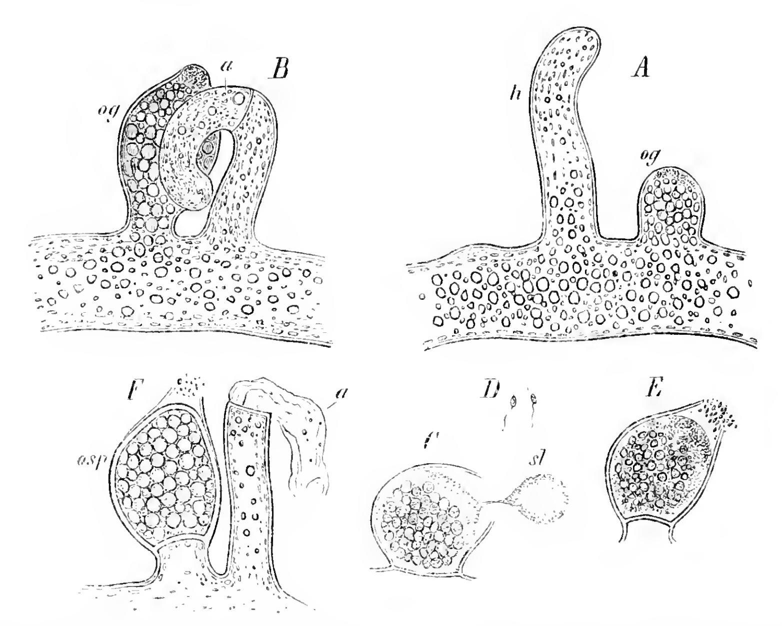



Fig. 177. Vaucheria sessilis *A*, *B* Entstehung eines Antheridiums *a* an dem Aste *h* und des Oogoniums *og*; *C* geöffnetes Oogonium, einen Schleimtropfen *sl* ausstossend, *D* Spermatozoiden, *E* Ansammlung derselben am Schnabel des Oogoniums, *F*: *a* Antheridium entleert, *osp* Oospore in dem Oogonium. *A B E F* nach der Natur, *C D* nach Pringsheim.

einfacheres Wachsthum als bei Vaucheria; eine höhere Stufe der Verzweigung als bei dieser findet sich bei der ebenfalls einzelligen Bryopsis; auch sie bildet nach einer Seite hin wurzelartige Haftorgane, nach der anderen vielfach verzweigte aufrechte Stämme (von mehreren Zoll Höhe) mit unbegrenztem Spitzenwachsthum; an ihnen bilden sich in zweizeiliger oder schraubiger Ordnung kleine Zweige mit begrenztem Spitzenwachsthum, welche den Stamm wie Blätter bekleiden, und nachdem sie sich von diesem abgeschlossen haben, abfallen; in ihnen bilden sich die zahlreichen beweglichen Keimzellen[2]). Noch weiter geht die Gliederung einer einzigen grossen Zelle bei der Gattung Caulerpa; sie bildet kriechende, an der Spitze fortwachsende Stämme mit abwärts gehenden verzweigten Rhizoiden und aufgerichteten, laubblattähnlichen Zweigen[3]). — In wieder anderer Weise geschieht das Wachsthum eines einzelligen Thallus bei Acetabularia; hier hat die 2—3 Ctm. hohe Pflanze die Form eines schlanken Hutpilzes, dessen Stiel unten ein Rhizoid bildet, oben einen Schirm trägt,

1) Braun in »Verjüngung«, p. 136.
2) Pringsheim: über Bryopsis in den Monatsberichten der Berliner Academie, Mai 1871.
3) Nägeli in Zeitschrift für wiss. Bot. 1844. I, p. 134.

der aus einer Scheibe dicht gedrängter Strahlen besteht, die ihrerseits radiale Aeste des Stieles sind; dieser schliesst oben nabelartig ab; auf der Basis der radialen Zweige, den Nabel umgebend, steht ein Kranz doldenförmig verzweigter, gegliederter Haare. In den Strahlen des Schirms entstehen die ungeschlechtlichen Zoosporen. — Endlich soll hier noch die Udotea cyathiformis erwähnt werden; sie bildet einen gestielten, blattähnlichen Thallus von $1/_2$—2 Zoll Länge und Breite, aber nur $1/_{100}$—$5/_{100}$ Linien Dicke. Auf Querschnitten glaubt man ein Zellgewebe zu sehen, in Wirklichkeit besteht aber der Thallus aus sehr vielfach verzweigten Schläuchen, die, eine Markschicht und eine Rindenschicht bildend, sämmtlich nur Verzweigungen einer Zelle sind [1].

## Chlorophyllfreie Coeloblasten.

(2) Die *Saprolegnieen* [2] sind farblose Schmarotzer, welche meist in dichten, nach allen Seiten ausstrahlenden Rasen, ins Wasser gefallene thierische oder pflanzliche Organismen, besonders häufig todte Insekten bedecken. Die einzelnen Pflänzchen sind lange, nicht gegliederte Schläuche, welche mit wurzelartigen Zweigen tief in das Substrat eindringen, ausserhalb desselben im umgebenden Wasser sich mehr oder weniger, zuweilen strauchartig verzweigen. — In den Zweigen entstehen die Zoogonidien, nachdem sich der Inhalt durch eine Querwand abgegrenzt hat; zuweilen entstehen mehrere solche Querwände, und dann kann jede Gliederzelle Zoogonidien bilden; diese entstehen einfach durch gleichzeitige Theilung des Inhalts in sehr zahlreiche Portionen (Fig. 178 *A*); sodann öffnet sich die Zelle an der Spitze und die Gonidien werden ausgestossen, um sofort im Wasser schwärmend sich zu zerstreuen, oder sie bilden vor der Oeffnung zunächst einen ruhenden Haufen, es umgiebt sich jedes Gonidium mit einer feinen Haut, die sie jedoch nach kurzer Zeit verlassen, um auszuschwärmen (Fig. 178 *B*); es kommt auch vor, dass die Gonidien schon innerhalb der Mutterzelle sich mit feinen Häuten umgeben, eine Art Parenchym bilden, um sodann aus zahlreichen Löchern der Mutterzelle schwärmend zu entweichen. Diese verschiedenen Arten der Gonidienbildung, nach denen man bisher Gattungen und Arten unterschied, können, wie Pringsheim zeigt, gleichzeitig an derselben Pflanze auftreten, so bei den Gattungen Saprolegnia und Achlya. Wenn die Gonidien aus der Endzelle eines Zweiges ausgeschwärmt sind, so wölbt sich bei Saprolegnia die Querwand vor und wächst zu einem neuen Gonidienbehälter heran, welcher den bereits entleerten ausfüllt; bei Achlya dagegen tritt unter der Querwand ein Seitenzweig als neuer Gonidienbehälter hervor. Bei der sehr einfachen und kleinen Gattung Pythium, welche im Inneren von Spirogyra-Zellen wohnt, treten Schläuche nach Aussen, welche an der Spitze sich öffnend ihr Protoplasma in Form einer Kugel entlassen, die nun erst in zahlreichere schwärmende Gonidien sich auflöst. Die zur Ruhe gekommenen Schwärmzellen erzeugen neue Pflanzen der beschriebenen Form, und wenn ein frisches

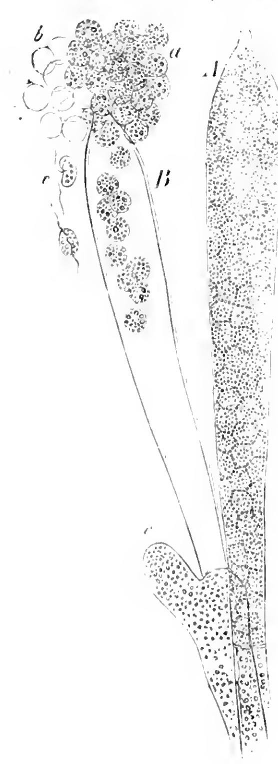



Fig. 178. Zwei Gonidienbehälter von Achlya; *A* noch geschlossen; *B* bei Austritt der Gonidien; *a* noch ruhende ausgestossene, *c* schwärmende Gonidien, die ihre Häute bei *b* zurückgelassen haben.

1) Nägeli: die neueren Algensysteme, p. 177.

2) Pringsheim in Jahrb. f. wiss. Bot. I. p. 285; II. p. 205, IX. p. 191. — De Bary: ibidem II. p. 169. — Hildebrand: ebenda VI, p. 249 und Leitgeb: ibidem VII. — Cornu: Ann. des sc. nat. 5e série XV und von van Tieghem extrahirt in der franz. Uebers. meines Lehrbuchs, p. 328. — Schenk: bot. Zeitg. 1859, p. 398. — Pfitzer: Monatsber. der Berliner Akademie, Mai 1872.

Substrat (z. B. eine todte Fliege) von ihnen befallen worden ist, so treten zunächst mehrere Generationen ungeschlechtlicher, Gonidien bildender Individuen auf. — Erst gegen Ende der Vegetationszeit kommen geschlechtliche Individuen zum Vorschein; die Enden der Schläuche schwellen kugelförmig an (Fig. 179), unterhalb der Anschwellung entsteht eine Querwand und der Protoplasma-Inhalt der Kugel, welche das Oogonium darstellt, contrahirt sich nun einfach, um eine Oosphaere zu bilden, wie z. B. bei Pythium monospermum und Aphanomyces; oder der Inhalt theilt sich unter beträchtlicher Contraktion in zwei oder viele Oosphaeren. Unterdessen bilden sich auch die Antheridien, welche als viel dünnere Seitenzweige unterhalb der Oogonien, zuweilen sogar oberhalb der Basalwand des Oogoniums hervorsprossen. Diese Antheridienzweige sind gewöhnlich stark gekrümmt, ihr oberer Theil wird durch eine Querwand abgegrenzt und die so gebildete Endzelle, welche das Antheridium darstellt, legt sich gewöhnlich fest an die Oberfläche der Oogoniumwand an. Der Befruchtungsvorgang selbst, der bisher nur unsicher bekannt war, bietet nach den neueren Beobachtungen Pringsheim's sehr merkwürdige Momente dar, welche nach verschiedenen Seiten hin die verwandtschaftlichen Beziehungen der Saprolegnieen und das Wesen der verschiedenen Befruchtungsformen beleuchten. Schon vor dem Zerfallen des Oogonium-Inhaltes in Oosphaeren bemerkt man an mehr oder minder zahlreichen Stellen des Oogoniums hellere Flecke (Fig. 179 *C*); diese Stellen sind es nach Pringsheim, an welchen die innere Haut warzenartig nach Aussen wächst, um die Copulationsorgane zu bilden, durch welche später die Befruchtung der Antheridien stattfindet. Bei manchen Arten von Saprolegnia und Achlya bleiben diese Warzen der inneren Haut von der äusseren Hautschicht des Oogoniums bedeckt; hat sich eine Antheridiumzelle dem Oogonium dicht angeschmiegt, so dringt eine Ausstülpung der inneren Hautschicht des Antheridiums zunächst warzenartig in die äussere Oogoniumwand ein, und indem sie auf die beschriebene Warze der inneren Oogoniumhaut trifft, wird diese letztere an der Berührungsstelle resorbirt und die Ausstülpung des Antheridiums wächst nun zu einem engen Schlauch aus, welcher tief in das Oogonium eindringt, wo sein Ende zwischen den Oosphaeren sich verbirgt. Diese Vorgänge sind in unserer Figur 179 nur theilweise zu sehen, da sie lange vor Entdeckung des wahren Sachverhaltes gezeichnet wurde. Nach Pringsheim öffnet sich nun das Ende des Befruchtungsschlauches im Innern des Oogoniums, es werden ruckweise und nach längeren Pausen sich wiederholend äusserst kleine Körperchen ausgestossen, die zwischen den Oosphaeren sichtbar werden, und die Pringsheim wohl mit Recht für Spermatozoiden oder gleichwerthige Dinge hält. Dennoch könnte der aus einem Befruchtungsschlauch ausgestossene Stoff zur Befruchtung mehrerer Oosphaeren in

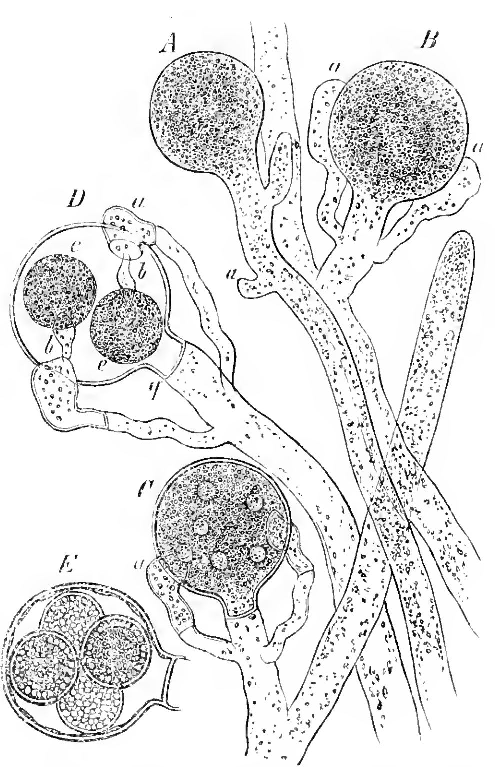



Fig. 179. Oogonien und Antheridien von Achlya lignicola (auf Holz in Wasser wachsend); Entwickelungsfolge nach den Buchstaben *A*—*E*. — *a* das Antheridium, *b* dessen in das Oogonium eindringender Schlauch (550) Vergl. den Text.

einem Oogonium dienen, was um so wahrscheinlicher ist, als die Zahl der in ein Oogonium eindringenden Befruchtungsschläuche gewöhnlich eine andere ist, als die Zahl der zu befruchtenden Oosphaeren. Gehen wir nun noch einmal zu jenen hellen Stellen am Oogonium zurück, durch welche die Befruchtungsschläuche, wie wir sahen, eindringen, so ist ersichtlich, dass hier ein der Conjugation ähnlicher Vorgang stattfindet, indem nicht nur das Antheridium in das Oogonium hineinwächst, sondern auch die innere Oogonienhaut durch die erwähnte Warzenbildung dem Antheridium gewissermaassen entgegenwächst, um sich mit ihm zu verbinden, jedoch kommt es hierbei, wie wir sahen, noch nicht zu einer Vermischung der Inhalte, indem die Copulationswarze des Oogoniums von dem Befruchtungsschlauch des Antheridiums durchwachsen wird. Bei manchen Saprolegnieen schreitet die Bildung der Copulationswarze jedoch weiter fort, sie wächst durch die äussere Oogoniumhaut hindurch, öffnet sich an der Oberfläche sofort und so entstehen ebensoviele Löcher in der Oogoniumwand, als Copulationswarzen vorhanden waren; durch diese dringen in solchen Fällen die Befruchtungsschläuche der Antheridien ein. Zuweilen kommt es aber nach Pringsheim auch vor, dass sich die Copulationswarzen in Form von mehr oder minder hohen Ausstülpungen über die Kugelfläche des Oogoniums erheben, oder selbst in ziemlich lange Schläuche auswachsen, deren Spitze sogar gelegentlich in Copulation mit einem Antheridium angetroffen wurde. Solche, wenn auch seltene Fälle, zeigen noch auffallender eine gewisse Aehnlichkeit mit der Conjugation der Zygomyceten, und vielleicht in noch höherem Grade mit dem Befruchtungsvorgang bei manchen Ascomyceten, z. B. Peziza confluens, ja selbst die Trichogyne der Nemalieen konnte mit den Ausstülpungen des Oogoniums verglichen werden. — Die Aehnlichkeit des Befruchtungsactes der Saprolegnieen mit dem bereits beschriebenen der Vaucherien scheint einleuchtend: diejenige Stelle am Oogonium der Vaucherien, welche sich später öffnet und einen Schleimtropfen ausstösst, kann immerhin mit einer Copulationswarze eines nur mit einer Oosphaere versehenen Oogoniums verglichen werden, nur braucht bei Vaucheria ein Befruchtungsschlauch aus dem Antheridium nicht gebildet zu werden, da die Spermatozoiden hier grösser und längere Zeit selbst beweglich sind, um sich den Weg in das geöffnete Oogonium selbst zu suchen. Auf die entsprechende Analogie bei den Oedogonien hat schon Pringsheim hingewiesen.

Noch sind zwei sehr merkwürdige Thatsachen hervorzuheben, erstens die ebenfalls von Pringsheim festgestellte, dass nicht selten bei Saprolegnia und Achlya Parthenogenesis stattfindet, indem einzelne oder sämmtliche Oogonien einer Pflanze gar nicht befruchtet werden, weil die Bildung der Antheridien an ihnen vollständig unterbleibt; dennoch bilden sich die Oosporen derselben vollständig aus und sind keimfähig; auf diese und andere Fälle der Parthenogenesis im Pflanzenreich kommen wir jedoch in § 30 des III. Buches ausführlicher zurück. Hier sei nur erwähnt, dass die bisher als dioecisch betrachteten Formen, an deren Oogonien man keine Antheridienzweige findet, nicht besondere Arten, sondern parthenogenetische Formen monoecischer Arten sind. Im Gegensatz zu der Ausbildung von Oosporen ohne Befruchtung finden sich nun auch Antheridien, welche ihre Befruchtungsschläuche nicht in Oogonien hineintreiben, sondern sich frei im umgebenden Wasser öffnen und die erwähnten Befruchtungskörper ausstossen; bei ihnen sowohl wie bei den in Oogonien eingedrungenen Schläuchen sah Pringsheim die Entleerung nicht auf einmal, sondern ruckweise, nach längeren Intervallen sich wiederholend eintreten.

Die befruchteten Oosphaeren umgeben sich mit dicker, fester Haut und bleiben monatelang ruhig im Oogonium liegen; ihre Keimung kann später in zweierlei Weise erfolgen: entweder treibt die Oospore einen Keimschlauch, der sofort zu einem verzweigten Pflänzchen auswächst, an welchem später Zoogonidien gebildet werden, oder die Oospore treibt einen kurzen Schlauch, der an seiner Spitze sich öffnet und den gesammten Inhalt in Form von Zoogonidien entlässt; es kommt auch vor, dass der Inhalt der Oospore schon bei Beginn der Schlauchbildung in Gonidien zerfällt, oder dass ihr ganzer Inhalt, umgeben von der inneren Haut, aus der äusseren Sporenhülle ausschlüpft, um dann erst zu keimen. Durch diese Keimungsvorgänge erinnern die Saprolegnieen einerseits an die Mucorineen, andererseits an die Peronosporeen.

3. Die *Peronosporeen*[1] bewohnen ausschliesslich das saftige, parenchymatische Gewebe lebender Phanerogamen (Dicotylen), in dessen Intercellularraume das vielfach und unregelmassig verzweigte Mycelium sich auf weite Strecken hin ausbreitet, indem es an zahlreichen Stellen Fortsatze (Haustorien) in das Innere der Parenchymzellen der Nahrpflanze hineintreibt, durch welche es den Inhalt derselben als Nahrung in sich aufnimmt. Wie bei den vorigen Familien besteht auch hier der ganze Vegetationskorper das Mycelium aus einem einzigen, nicht durch Querwände gegliederten Schlauch. Auch hier findet die Vermehrung am Anfange der Vegetationsperiode ausschliesslich auf ungeschlechtlichem Wege durch Gonidienbildung statt. Die Gonidien werden am Ende von Zweigschlauchen abgeschnürt und fallen ab, sind also Stilogonidien, oder nach dem gewohnlichen Ausdruck Conidien. Bei der artenreichen Gattung Peronospora treten zum Zweck der Gonidienbildung lange dünne Myceliumzweige durch die Spaltöffnungen der Nährpflanze in die freie Luft hinaus, verzweigen sich dort gewissermaassen baumförmig und bilden am Ende jedes Zweiges ein verhaltnissmässig grosses, langlich rundes Gonidium; bei der Gattung Cystopus dagegen entstehen unter der Epidermis der Nährpflanze an dem schmarotzenden Mycelium dicht neben einander sehr zahlreiche, keulenformige, kurze Zweige (Fig. 180 *B*), deren jeder an seinem Ende nach und nach eine Reihe von runden Conidien (eine Conidienkette) erzeugt, bis endlich durch Anhäufung derselben die Epidermis platzt und die Conidien als weisser Staub hervortreten.

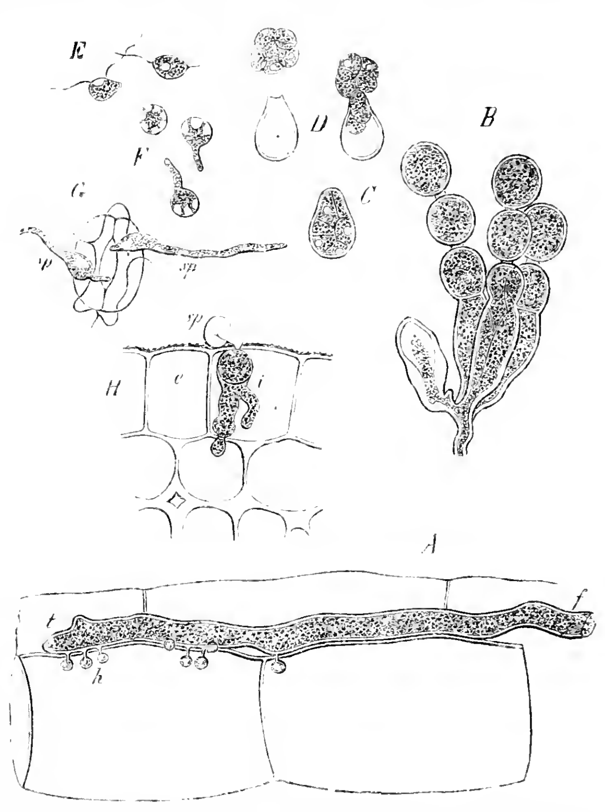



Fig. 180. Cystopus candidus (*H* Peronospora infestans) nach De Bary (400). *A* Myceliumzweig an der Spitze *t* fortwachsend mit Haustorien *h* zwischen den Markzellen von Lepidium sativum; *B* Conidientragender Zweig des Myceliums; *C*, *E* Zoogonidienbildung aus Conidien; *F* keimende Schwärmer; *G* solche auf einer Spaltoffnung keimend; *H* durch die Epidermis eines Kartoffelstengels sich einbohrend.

Bezüglich der Keimungsart verhalten sich die Conidien verschieden: bei Peronospora ist eine Gruppe von Arten, z. B. P. infestans, nivea, wo sämmtliche Conidien, nachdem sie abgefallen und in einen Tropfen Wasser (Thau, Regen) gekommen sind, ihren Inhalt in eine grossere Zahl von schwarmenden Zoogonidien zerlegen und entlassen (Fig. 180 *C*, *D*); andere wie pygmaea, entlassen aus der Conidienhaut ihr ganzes Protoplasma, welches eine rundliche Zelle bildet, die nun sofort einen Keimschlauch treibt. Bei einer dritten und vierten Sektion dieser Gattung treibt das Conidium sofort einen Keimschlauch, der entweder an einer bestimmten Stelle (P. gangliformis) oder an beliebiger Stelle austritt (parasitica, calo-

1) De Bary: ann. des sc. nat. 4e serie. t. XX.

theca, Alsinearum u. v. a.). Bei der Gattung Cystopus sind entweder sämmtliche Conidien gleichartig, d. h. sie erzeugen sämmtlich, in einen Tropfen Wasser gelangt, schwärmende Zoogonidien (C. candidus), oder aber das oberste Conidium jeder Conidienkette bildet einen Keimschlauch, wenn sie überhaupt keimfähig ist, während die übrigen Glieder der Conidienkette auch hier Zoogonidien erzeugen (C. Portulacae).

Nach beendigtem Schwärmen legen sich die Zoogonidien auf der Cuticula der Nährpflanze fest, umgeben sich mit dünner Haut, und diejenigen von P. infestans treiben nun einen feinen Keimschlauch direkt in eine Epidermiszelle hinein, deren Aussenwand durchbohrt wird; der in die Zelle eingedrungene Keimschlauch (Fig. 180 *H*) nimmt das ganze Protoplasma des Zoogonidiums auf und gelangt, nachdem er auch die Innenwand der

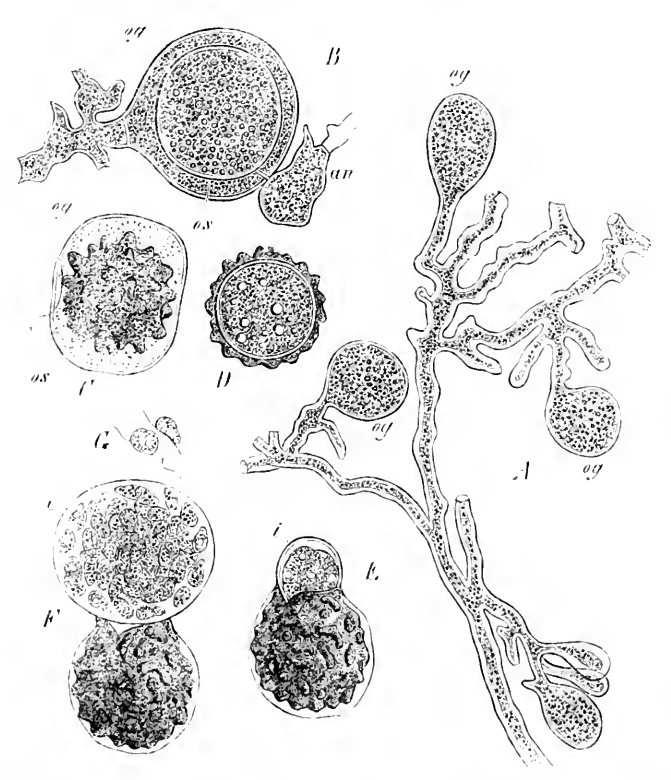



Fig. 181. Cystopus candidus nach De Bary (105); *A* Mycelium mit jungen Oogonien; *B* Oogonium *og* mit Oosphaere *os* und Pollinodium *an*; *C* reifes Oogonium, *D* reife Oospore; *E, F, G* Schwärmzellenbildung aus Oosporen; *i* Endospor.

Epidermiszelle durchbohrt hat, in einen Intercellularraum, wo nun die Entwickelung des Myceliums beginnt. Die Zoogonidien von Cystopus dagegen legen sich in der Nähe der Spaltöffnungen ihrer Nährpflanze fest, und treiben ihren Keimschlauch durch den Porus derselben (Fig. 180 *G*) direct in die Intercellularräume hinein. — Ist das Mycelium einmal im Parenchym des Wirthes constituirt, so wächst es in diesem fort, verbreitet sich endlich oft durch die ganze Pflanze, um an verschiedenen Stellen des Stengels, der Blätter oder Inflorescenzen die conidientragenden Zweige hervorzustrecken; auf diese Weise kann das (einzellige) Mycelium auch überwintern, bei Peronospora infestans z. B. innerhalb der Kartoffelknollen, um im nächsten Frühjahr in den Keimtrieben sich weiter zu entwickeln. — Die Sexualorgane der Peronosporeen entwickeln sich im Inneren des Gewebes der Nährpflanze; kugelig anschwellende Zweigenden des Myceliums gestalten sich zu Oogonien (Fig. 181 *A, og*),

in deren jedem aus einem bestimmten Theil des Protoplasma eine Eikugel entsteht (*B*, *os*); von einem anderen Myceliumaste her wächst ein Zweig dem Oogonium entgegen, legt sich anschwellend dicht an, und indem sich der dickere Theil durch eine Querwand (ähnlich wie das Oogonium selbst) absondert, bildet er sich zum Antheridium aus; sobald die Oosphäre gebildet ist, bohrt sich ein feiner Zweig des Antheridiums (*B*, *an*) durch die Oogonienhaut und dringt in die Oosphäre ein. Die Einzelnheiten des Befruchtungsvorgangs sind hier noch nicht so genau, wie bei den Saprolegnieen bekannt. Nach der Befruchtung umgiebt sich diese mit einer Haut, die, sich verdickend, eine äussere rauhe, buckelige, dunkelbraune Schale (Exosporium) und eine innere Hautschicht (Endospor) bildet. — Diese Oosporen überdauern den Winter und keimen dann, bei Peronospora Valerianellae auf feuchtem Boden einen Myceliumschlauch bildend; die von Cystopus aber erzeugen Zoosporen, indem sich das Endospor (*i*) blasenartig aus dem zerreissenden Exospor hervordrängt (Fig. 181 *F*) und dann platzt, werden die Zoogonidien (*G*) frei und verhalten sich genau so, wie die aus Conidien hervorgegangenen Zoogonidien dieser Gattung.

Anhang. Mit den Saprolegnieen und Peronosporeen ist wahrscheinlich auch die Gattung Empusa verwandt, bei welcher Sexualorgane jedoch noch nicht bekannt sind. Empusa Muscae ist der Parasit, der besonders im Herbst viele Stubenfliegen tödtet, und wenn diese an Fensterscheiben hängen bleiben, sie mit einem staubigen Hof umgiebt. Dieser besteht aus ausgeworfenen Gonidien, welche im Stande sind, secundäre Gonidien zu erzeugen und fortzuschleudern; fliegt eine solche einer gesunden Fliege an die weisse Stelle ihres Bauches, so dringt ihr Keimschlauch durch die Haut ein, bildet dort hefeartig sprossende Zellen, die sich mit dem Blut in der Fliege verbreiten, endlich aber zu Schläuchen auswachsen, welche mit ihren Spitzen die Haut der Fliege durchbohren, je eine Gonidie bilden und diese mit grosser Kraft fortschleudern.

## C. Oedogonieen.

Die *Oedogonieen*[1]) umfassen gegenwärtig nur die beiden Gattungen Oedogonium und Bulbochaete, deren nicht sehr zahlreiche Species in süssen Gewässern verbreitet, mit dem Haftorgan des unteren Endes festen Körpern, meist submersen Pflanzentheilen, angeheftet sind. Der Thallus besteht aus unverzweigten (Oedogonium) oder verzweigten (Bulbochaete) Fäden, deren Glieder durch intercalares Wachsthum sich vermehren, während die Endzellen sich in hyaline Borsten verlängern. Das Längenwachsthum der cylindrischen Gliederzellen wird durch Bildung eines ringförmigen Zellstoffwulstes auf der Innenseite der Zelle, dicht unterhalb ihrer oberen Querwand, eingeleitet; die Haut reisst an dieser Stelle ringförmig quer ein, worauf der Zellstoffring sich ausdehnt und so der Zelle eine breite Querzone eingesetzt wird; der Vorgang wiederholt sich immer unmittelbar unterhalb des älteren, sehr kurzen oberen Zellstückes, so dass diese Stücke kleine Vorsprünge bilden, dem oberen Ende der betreffenden Zelle das Ansehen geben, als ob es aus über einander gestülpten Kappen bestände, während das untere Ende der betreffenden Zellen in einer langen Scheide (dem unteren alten Zellhautstück) zu stecken scheint. Dieser untere Theil einer sich verlängernden Zelle wird jedesmal durch eine Querwand von dem oberen, Kappen tragenden Stück abgegliedert (Fig. 17 in § 4). Bei Bulbochaete ist das Wachsthum sämmtlicher Sprosse, auch der ersten aus der Spore hervorgehenden, soweit es mit Zellvermehrung verbunden ist, auf die Theilung ihrer Basalzelle beschränkt, wobei die Zellen eines jeden Sprosses zugleich als Basalzellen des auf ihnen stehenden Seitensprosses zu betrachten sind. Die Zellen enthalten Chlorophyllkörner und Zellkerne in einem protoplasmatischen Wandbeleg. — Sowohl die Gonidien wie auch die Oogonien und Antheridien entstehen aus den Gliederzellen der Fäden, die nur bei der Oogonienbildung stark und mehr oder weniger kugelig anschwellen. —

1) Pringsheim: Morphologie der Oedogonieen in Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. I. — De Bary: »Ueber die Algengattungen Oedog. u Bulboch.« 1854. — Ludwig Juranyi: Jahrbüch. f. wiss. Bot. Band IX, p. 1.

Aus den langere Zeit ruhenden Oosporen werden solort mehrere Schwarmsporen (meist vier) gebildet, welche ungeschlechtliche, d. h. gonidienbildende Pflanzen erzeugen, aus denen abermals solche hervorgehen, bis die Reihe derselben durch eine Geschlechtsgeneration mit Oosporenbildung geschlossen wird, aber auch die Geschlechtspflanzen, besonders die weiblichen, erzeugen nebenbei Schwarmsporen. Die Geschlechtspflanzen sind entweder monoeisch oder dioeisch, bei vielen Arten bildet die weibliche Pflanze besondere Zoogonidien (Androgoniden), aus denen sehr kleine männliche Pflanzen (Zwergmannchen) hervorgehen, dasselbe geschieht aber auch bei O. diplandrum, wo aus rein mannlichen Pflanzen

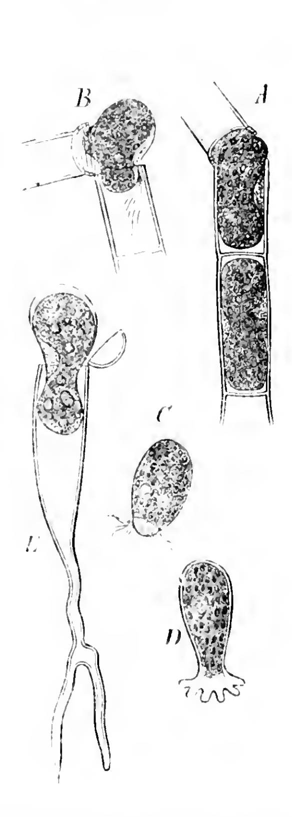



Fig. 182. Oedogonium, Entwickelung der Zoogonidien (nach Pringsheim; 350mal vergr.). *A*, *B* aus einem älteren Faden entstehend, *C* freies Gonidium; Bewegung; *D* beginnende Keimung desselben; *E* ein Gonidium aus dem ganzen Inhalte eines Schwarmsporenkeimlings gebildet.

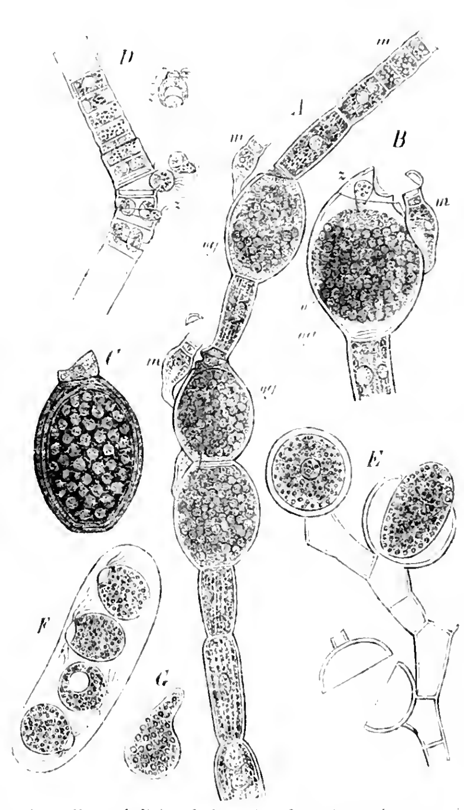



Fig. 183 ebenfalls nach Pringsheim. *A* Oedogonium ciliatum, mittlerer Theil eines geschlechtlichen Fadens (250) mit Antheridium *m* am oberen Ende, zwei befruchtete Oogonien *og*, nebst den Zwergmannchen *m*; *B* Oogonium von Oed. ciliatum im Augenblick der Befruchtung, *o* die Befruchtungskugel, *z* das Spermatozoid im Begriff einzudringen, *m* Zwergmännchen; *C* reife Oospore derselben Pflanze. — *D* Stuck des männlichen Fadens von Oed. gemelliparum, *z* Spermatozoiden. — *E* Ast eines uberwinterten Pflänzchens von Bulbochaete intermedia, oben mit einem die Spore noch enthaltenden und einem sie eben entlassenden Oogonium, unten entleertes Oogonium; *F* die vier Zoogonidien aus einer Oospore entstanden; *G* zur Ruhe gekommene Zoogonidien aus einer Oospore.

Androgonidien hervorgehen. — Es konnen mehrere Generationscyclen oder nur einer in einer Vegetationsperiode vollendet werden. — Die Zoogoniden entstehen in gewöhnlichen Gliederzellen (zuweilen schon in der ersten Zelle Fig. 182 *E*) durch Contraction des gesammten Protoplasmakorpers derselben; sie werden aus der Mutterzelle frei, indem die Haut durch einen Querriss in zwei sehr ungleiche Hälften (wie bei der Zelltheilung) aufklappt (Fig. 182 *A*, *B*, *E*). Sie sind anfangs noch von einer hyalinen Blase umgeben. Das Gonidium ist unter seinem hyalinen, beim Schwärmen vorderen Ende, von einem Kranze zahlreicher Cilien um-

geben. Dieses Ende ist in der Mutterzelle seitlich gelegen und wird nach beendigter Bewegung zum unteren, anhaftenden Ende, welches in ein Rhizoid auswächst. Die Wachsthumsrichtung der neuen Pflanze steht also auf der der Mutterzelle senkrecht. — Die Spermatozoiden sind den Schwarmsporen ähnlich gestaltet, aber viel kleiner als diese (Fig. 183 *D*, *z*), sie bewegen sich auch wie jene mit Hülfe eines Cilienkranzes. Die Mutterzellen der Spermatozoiden sind Gliederzellen, aber kürzer und weniger reich an Chlorophyll als die vegetativen Gliederzellen; sie liegen einzeln oder mehrere (bis zwolf) uber einander im Faden. Bei den meisten Arten theilt sich jede solche Mutterzelle (Antheridiumzelle) in zwei gleiche Specialmutterzellen, deren jede ein Spermatozoid erzeugt; durch Aufklappen der Mutterzelle (ähnlich wie bei Gonidien) werden sie entlassen (Fig. 183 *D*). Die Androgonidien, aus denen die Zwergmännchen entstehen, werden aus ähnlichen Mutterzellen (ohne Bildung von Spezialmutterzellen), wie die Spermatozoiden, erzeugt; sie setzen sich nach dem Schwarmen auf einer bestimmten Stelle der weiblichen Pflanze, auf dem Oogonium oder neben diesem fest, um nach ihrer Keimung sofort die Antheridiumzellen und in diesen die Spermatozoiden zu erzeugen (Fig. 183 *A*, *B*, *m*, *m*). — Das Oogonium entwickelt sich immer aus der oberen Tochterzelle einer eben getheilten vegetativen Zelle des Fadens, indem jene gleich nach der Theilung kugelig oder eiförmig anschwillt; bei Bulbochaete ist das Oogonium immer die unterste Zelle eines Fruchtastes, was bei dem oben genannten Wachsthumsgesetze derselben die eben genannte Regel nicht aufhebt, insofern die Mutterzelle eines Astes zugleich als dessen Basalzelle fungirt; das Oogonium von Bulbochaete ist niemals die erste Zelle eines Astes, da diese immer als Borste sich ausbildet. Das Oogonium füllt sich zunächst stärker als die übrigen Zellen mit Inhaltsstoffen an; unmittelbar vor der Befruchtung zieht sich der Protoplasmakörper zusammen und bildet, ähnlich wie bei Vaucheria, die Befruchtungskugel, in deren Innerem die Chlorophyllkörner dicht zusammengedrängt sind; die der Oeffnung des Oogoniums zugekehrte Stelle der Kugel besteht blos aus hyalinem Protoplasma. Die Oeffnung des Oogoniums erfolgt auf verschiedene Weise; bei manchen Arten von Oedogonium und allen Bulbochaeteen erhält die Haut desselben seitlich ein ovales Loch, aus welchem sich der farblose Theil der Oospore papillenartig hervordrängt, um das Spermatozoid in sich aufzunehmen. Bei einigen Oedogonien (Fig. 183 *A*, *B*) klappt dagegen die Oogonienzelle, ähnlich wie bei dem Entlassen der Schwärmsporen, auf, die sonst gerade Zellreihe des Fadens erscheint dann also an dieser Stelle gebrochen. An dem seitlichen Spalt tritt farbloser Schleim hervor, der sich unter den Augen des Beobachters zu einem offenen schnabelartigen Canal gestaltet (*B*, neben *z*), durch welchen das Spermatozoid eintritt; es vermischt sich mit dem hyalinen Theil des Protoplasma der Eikugel, indem es zerfliesst[1]. — Unmittelbar nach der Befruchtung umkleidet sich die Eikugel mit einer Haut, die sich später, gleich dem Inhalt, braun färbt, bei Bulbochaete wird der Inhalt der so gebildeten Oospore allein schön roth. Die Oospore bleibt in der Haut des Oogoniums eingeschlossen; dieses trennt sich von den Nachbarzellen des Fadens ab und sinkt zu Boden, wo die Oospore ihre Ruheperiode uberdauert. — Wenn sie zu neuer Thätigkeit erwacht, so wächst sie nicht selbst zu einer neuen Pflanze aus, sondern ihr Inhalt theilt sich in vier Schwärmsporen, die sammt der inneren Oosporenhaut austreten und nach Auflosung derselben umherschwärmen; zur Ruhe gekommen, wächst jede zu einer Pflanze aus.

Anhang. Aehnlich wie die Oedogonien bestehen auch andere sogen. Conferven aus Zellreihen oder gegliederten Fäden, welche entweder unverzweigt bleiben, wie bei Chaetomorpha, oder sich verzweigen, wie bei Cladophora, Rhizoclonium, Stigeoclonium (Fig. 3 p. 4), Draparnaldia, Chaetophora. Bezüglich ihrer Fortpflanzung weiss man jedoch nur, dass sich in ihren Gliederzellen grössere und kleinere Schwärmzellen bilden (Chaetomorpha, Cladophora), deren etwaiger sexueller Werth jedoch noch unbekannt ist; und dass bei den an-

1) Bei dem von Juranyi entdeckten O. diplandrum machen die grossen Spermatozoiden amoboide Bewegungen, kriechen auf dem Oogonium umher, bis sie den Canal erreichen, in den sie nun langsam hineinkriechen.

deren genannten in einzelnen Gliederzellen ruhende Sporen entstehen, von denen Pringsheim vermuthet, dass sie zwar den Werth von Oosporen haben, aber parthenogenetisch keimfähig sind.

## D. Fucaceen.

Die *Fucaceen* umfassen in der engen, von Thuret[1] angenommenen Umgrenzung einige Gattungen grosser Meeresalgen, deren oft viele Fuss lange Thallome eine grünbraune Färbung und knorpelige Consistenz haben; sie sitzen mit einer verzweigten Haftscheibe an Steinen u. dgl. fest. Am eingesenkten Scheitel fortwachsend verzweigen sich die Thallome dichotomisch, nicht selten ist auch die weitere Ausbildung schön gabelig, in anderen Fällen wird sie sympodial wie in Fig. 184. Die Verzweigungen liegen sämmtlich in einer Ebene, wenn man von späteren Verschiebungen absieht.

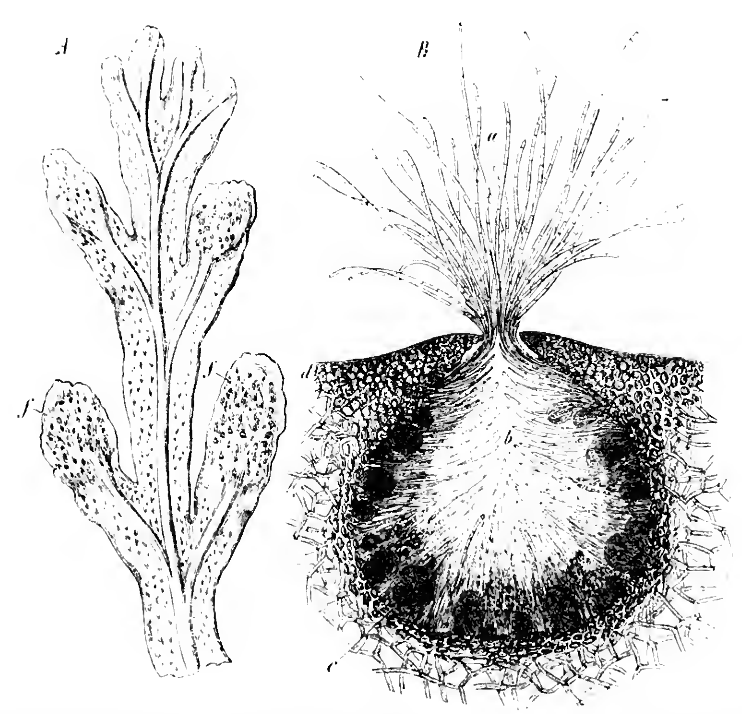



Fig. 184. Fucus platycarpus nach Thuret. *B* Ende eines grösseren Zweiges in natürl. Grösse.: *ff* fertile Zweige: *B* Querschnitt eines Behälters; *d* umgebende Hautgewebe; *a* die aus der Mündung hervorragenden Haare. *b* innere Haare. *c* Oogonien, *c* Antheridien (vergl. Fig. 2).

Das Gewebe besteht an der Oberfläche aus dichtgedrängten kleinen Zellen, im Inneren ist es lockerer, die gestreckten Zellen oft reihenweise in gegliederten Fäden angeordnet. Die Zellhäute bestehen hier oft aus zwei deutlich verschiedenen Lagen, einer inneren, dünnen, festen, derben Schicht, und einer äusseren gallertartigen, sehr quellungsfähigen, welche die Zwischenräume der Zellen erfüllt und als mehr oder minder structurlose »Intercellularsubstanz« erscheint; sie ist offenbar die Ursache der schlüpfrigen Beschaffenheit, welche die Fucaceen bei längerem Liegen in süssem Wasser annehmen. Der körnige Zellinhalt ist noch wenig erforscht, er erscheint meist braun, enthält aber Chlorophyll, welches durch

1) Thuret: Ann. des sc. nat. 1854. II, p. 197.

andere Farbstoffe verdeckt ist; aus todten Pflanzen zieht kaltes süsses Wasser einen lederbraunen Stoff aus [1]. — Häufig weichen im Inneren umfangreiche Gewebemassen aus einander und bilden so lufterfüllte Höhlen, die nach aussen blasig aufgetrieben sind und als Schwimmblasen dienen. — Uebrigens ist meines Wissens der Thallus noch nicht hinreichend untersucht, zumal die äussere Gliederung nach morphologischen Gesichtspuncten noch wenig erforscht (vergl. Nägeli: Neuere Algensysteme).

Desto besser ist die geschlechtliche Fortpflanzung durch Thuret's und Pringsheim's Arbeiten bekannt. Die Antheridien und Oogonien entstehen in kugeligen Höhlungen (Conceptacula), die auf dem Ende längerer Gabeläste oder eigenthümlich gebildeter, seitlicher Sprosse dicht gedrängt und zahlreich erscheinen. Diese Behälter entstehen aber nicht im Inneren des Gewebes, sondern als Vertiefungen der Oberfläche, die von dem umliegenden Gewebe umwallt und so überwachsen werden, dass schliesslich nur eine enge, nach aussen mündende Oeffnung übrig bleibt; die die Höhlung auskleidende Zellschicht ist also eine Fortsetzung der äusseren Hautschicht des Thallus, und da aus ihr die Zellfäden hervorsprossen, welche die Antheridien und Oogonien erzeugen, so sind diese ihrem morphologischen Verhalten nach Trichome. Manche Arten sind monöcisch, d. h. beiderlei Geschlechtsorgane entwickeln sich in demselben Behälter, wie bei Fucus platycarpus (Fig. 184), andere sind diöcisch, indem die Behälter der einen Pflanze nur Oogonien, die der anderen Antheridien enthalten (Fucus vesiculosus, serratus, nodosus, Himanthalia lorea). Zwischen den Geschlechtsorganen entstehen zahlreiche Haare in den Conceptakeln, sie sind nicht verzweigt, lang, dünn, gegliedert, und ragen bei F. platycarpus aus der Mündung des Behälters büschelförmig hervor. Die Antheridien entstehen an verzweigten Haaren als seitliche Auszweigungen derselben; ein Antheridium besteht aus einer dünnwandigen, ovalen Zelle, deren Protoplasma in zahlreiche, kleine Spermatozoiden zerfällt; diese sind an einem Ende zugespitzt, mit je zwei Cilien versehen und beweglich; im Inneren enthalten sie einen rothen Punct. — Die Entstehung des Oogoniums beginnt mit der papillösen Auswölbung einer Wandungszelle des Behälters; die Papille wird durch eine Querwand abgegrenzt und theilt sich, indem sie in die Länge fortwächst, in zwei Zellen, eine untere, die Stielzelle, und eine obere, die das Oogonium darstellt, indem sie kugelig oder ellipsoidisch anschwillt und sich mit dunkelfarbigem Protoplasma erfüllt. Dieser Protoplasmakörper des Oogoniums bleibt bei einigen Gattungen (Pycnophycus, Himanthalia, Cystoseira, Halidrys) ungetheilt, der ganze Inhalt des Oogoniums bildet also eine Eikugel; bei anderen (Pelvetia) theilt er sich in zwei oder vier (Ozothallia vulgaris) oder acht (Fucus). — Die Befruchtung findet ausserhalb der Conceptakeln statt. Die Befruchtungskugeln (Eier) werden, umgeben von einer inneren Haut des Oogoniums, entleert und treten durch die Oeffnung des Behälters nach aussen; ebenso lösen sich die Antheridien ab und sammeln sich vor dem Ostiolum haufenweise an, wenn die fertilen Zweige ausser Wasser in feuchter Luft liegen; kommen sie dann wieder mit Meerwasser in Berührung, so öffnen sich die Antheridien und entlassen die Spermatozoiden; die Eikugeln werden ebenso aus der sie noch umgebenden Hülle entlassen, die sich hierbei als aus zwei gesonderten Schichten bestehend erkennen lässt (Fig. 185 *II*). Die Spermatozoiden sammeln sich zahlreich um die Eier, hängen sich an ihnen fest, und

1) Millardet zeigte (Comptes rendus de l'Acad. des sc. 1869, 22 février), dass man aus rasch getrockneten und pulverisirten Fucaceen mit Alkohol ein olivengrünes Extract erhält, welches mit seinem doppelten Volum Benzin geschüttelt und dann zur Ruhe gebracht, eine obere grüne Benzinschicht, das Chlorophyll enthaltend, liefert, während die untere alkoholische Schicht gelb ist und Phycoxanthin enthält; dünne Schnitte des Thallus mit Alkohol vollständig extrahirt, enthalten noch eine rothbraune Materie, welche in frischen Zellen den Clorophyllkörnern inhärirt und durch kaltes Wasser ausgezogen werden kann, leichter wenn der getrocknete Fucus vorher pulverisirt wurde. Millardet nennt diesen rothbraunen Stoff Phycophaein. (Man vergl. ferner die interessante Abhandlung von Rosanoff: Observ. sur les fonctions et les propriétés des pigments de diverses Algues in Mém. de la société des sc. nat. de Cherbourg. T. XIII, 1867, und Askenasy in Bot. Zeitg. 1869, No. 47).

wenn ihre Zahl hinreichend gross, ihre Beweglichkeit energisch ist, so versetzen sie die an sich träge, sehr grosse Eikugel in eine rotirende Bewegung, die etwa 1/2 Stunde dauert. Ob Spermatozoiden in die Eikugel eindringen, lässt Thuret unentschieden; die Analogie mit den von Pringsheim beobachteten Vorgängen bei Vaucheria und Oedogonium lässt aber wohl kaum daran zweifeln, dass eines oder einige ihre Substanz mit der der nackten Protoplasmakugel vermischen. Kurze Zeit nach jenen Vorgängen umgiebt sich die Oospore mit einer Zellhaut, sie setzt sich an irgend einem Körper fest und beginnt, ohne eine Ruheperiode durchzumachen, zu keimen, indem sie sich verlängernd zunächst eine Quertheilung

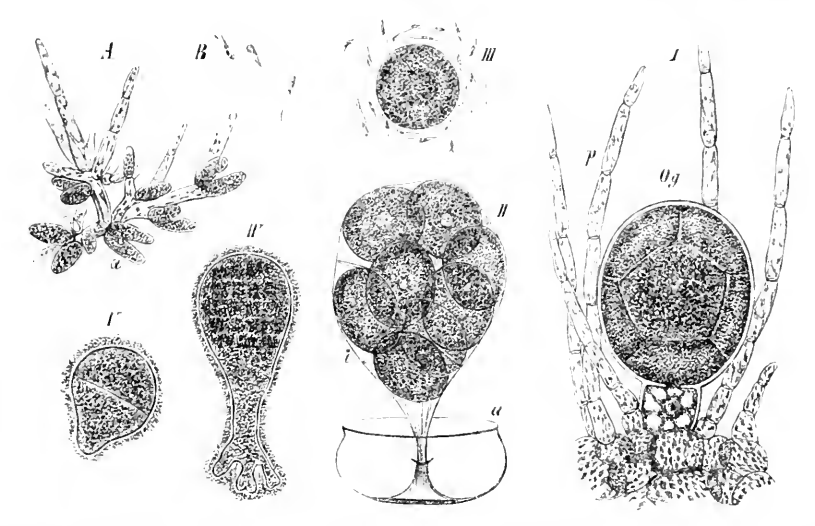



Fig. 185. Fucus vesiculosus nach Thuret. A ein mit Antheridien besetztes verzweigtes Haar, B Spermatozoiden; I ein Oogonium og nach der Theilung des Inhalts in acht Portionen (Eier), umgeben von einfachen Haaren p; II beginnende Entleerung der Eikugeln; die Haut a ist geplatzt, die innere i bereit sich zu öffnen (beide zusammen sind eine innere Schale der Oogonienhaut); III Eikugel umgeben von Spermatozoiden; IV u. V Keimung der Oospore (B 330, alle übrigen 160mal vergr.).

erleidet, auf welche nun zahlreiche andere Theilungen folgen; der so entstehende Gewebekörper treibt an der Berührungsstelle ein wurzelähnliches hyalines Haftorgan, während das freie dicke Ende (Fig. 185 IV) den fortwachsenden Scheitel bildet. Die Entwickelung eines fertilen Thallus aus der Oospore ist noch nicht beobachtet, der ganze Formenkreis der Fucaceen also noch nicht sicher festgestellt.

Anhang. In ihrem vegetativen Aufbau, sowie in dem Vorhandensein jenes dem Chlorophyll beigemengten Farbstoffs schliessen sich den Fucaceen zahlreiche andere Meeresalgen an, die man als Phaeosporeen zusammenfasst. Man kennt bei ihnen zwar Zoogonidien und bei manchen die Antheridien, aber nicht die weiblichen Befruchtungsorgane. Dahin gehören die zum Theil riesengrossen Macrocysten, Laminarien, Lessonien, Sargassum u. a., sowie die kleinen Sphacelarien, Chordarien u. a.

Klasse IV.

## Die Carposporeen.

Unter dem Namen der Carposporeen fasse ich die chlorophyllhaltigen Coleochaeten, Characeen und Florideen einerseits und andererseits die ächten Pilze, nämlich die Ascomyceten, Basidiomyceten und Aecidiomyceten in eine Klasse zusammen. Die ausserordentliche Verschiedenheit in ihrer Lebensweise und ihrem Habitus kann uns daran nicht hindern, ebensowenig wie wir darüber im

Zweifel sind, die Lemnaceen und Palmen in der Klasse der Monocotylen vereinigen zu dürfen. Hier wie dort sind es die in der Bildung der Geschlechtsorgane liegenden und noch mehr diejenigen Merkmale, welche an dem Produkt der Befruchtung hervortreten, durch welche sich die Verwandtschaft anscheinend so verschiedener Pflanzen verräth.

Gemeinsam ist allen genannten Pflanzen und zugleich ein Unterscheidungsmerkmal von allen bisher betrachteten die Entstehung einer Sporenfrucht (Sporocarpium) aus der Befruchtung des weiblichen Organs. Diese Sporenfrucht besteht, wenn wir von den allereinfachsten Fällen absehen, aus zwei wesentlich verschiedenen Theilen, einem unmittelbar aus dem weiblichen Organ hervorgehenden fertilen, welcher später eine oder gewöhnlich zahlreiche ächte Sporen bildet und aus einer Hülle, welche die einfache Fruchtspore oder die Gesammtheit aller aus einem weiblichen Organ entwickelten Sporen umhüllt und nicht unmittelbar aus dem weiblichen Organ hervorgegangen ist; zuweilen erreicht dieser Fruchtkörper eine sehr beträchtliche Grösse: denn ein solcher Fruchtkörper ist z. B. die bekannte Trüffel, in anderen Fällen aber bleibt er verhältnissmässig klein. In allen Fällen aber wird hier durch die Befruchtung nicht blos die weitere Ausbildung einer weiblichen Zelle erzielt, wie bei den Zygosporeen und Oosporeen, sondern in Folge der Befruchtung werden Wachsthumsvorgänge angeregt, welche zuweilen nur unbeträchtlich (Characeen), in den meisten Fällen aber sehr weitgehende sind, so dass in Folge der Befruchtung ein aus mächtigen Gewebemassen bestehender Körper (Fruchtkörper Sporocarpium) entsteht. Wo die so entstandene Sporenfrucht im Verhältniss zu der sie erzeugenden Pflanze klein bleibt und von ihr bis zur Sporenreife ernährt wird, wie bei den Characeen, Florideen, Coleochaeten und einigen Pilzen, da erscheint die Frucht eben nur als ein Anhängsel der Mutterpflanze, ähnlich wie der Apfel am Baum; wo aber die Frucht eine beträchtliche Grösse gewinnt, lange Zeit hindurch fortwächst und schliesslich zahlreiche Sporen erzeugt, nachdem bereits die Mutterpflanze zu Grunde gegangen ist, da tritt ein Generationswechsel deutlich hervor: so ist es bei den ächten Pilzen, zumal den Ascomyceten, wo der oft lange Zeit fortwachsende Fruchtträger, den man im gewöhnlichen Leben schlechthin für den ganzen Pilz hält, als eine ganz selbständige Pflanze erscheint, während er doch nur das Produkt einer sexuellen Zeugung ist, welche am Mycelium, dem ursprünglichen Vegetationsorgan, stattfindet. In solchen Fällen erscheint in Folge der Befruchtung der Entwickelungslauf der ganzen Pflanze dem der Farnkräuter ähnlich, indem das unscheinbare Mycelium dem Prothallium, der mächtig entwickelte Fruchtkörper des Pilzes aber dem sporenbildenden Farnkraut entspricht. Ueberblicken wir die verschiedenen bekannten Arten der Fruchtbildung bei den Carposporeen in der hier angedeuteten Weise, so finden wir alle möglichen Zwischenstufen zwischen zwei Extremen, indem wir auf der einen Seite im einfachsten Fall die Sporenfrucht nur eine einzige Spore oder nur eine Sporenmutterzelle produciren sehen, während im anderen Extrem die mächtig entwickelte, als eigene Pflanze existirende Sporenfrucht unzählige Sporen erzeugt.

Die Sporenfrucht (Sporocarpium) entsteht aus einem weiblichen Organ, welches wir überall als Carpogonium bezeichnen wollen. Nur im einfachsten Fall ist das Carpogonium eine einzige Zelle und dann gleicht es zuweilen in hohem Grade dem Oogonium der III. Klasse, umsomehr, wenn, wie bei den Coleochaeten,

die Befruchtung durch schwärmende Spermatozoiden bewirkt wird; oder das einzellige Carpogon wird von einem männlichen Schlauch, ähnlich wie bei den Saprolegnieen befruchtet (Sordaria, Podosphaera). In der Mehrzahl der Fälle jedoch ist das Carpogonium schon vor der Befruchtung mehrzellig und seine Zellen von verschiedenem Werth für die weitere Entwickelung, die einen dienen dann der Aufnahme des Befruchtungsstoffes, während andere Zellen den sporenerzeugenden Theil des Fruchtkörpers hervorbringen; sehr deutlich ist diese Sonderung bei den Ceramieen und anderen Florideen, aber auch bei manchen Ascomyceten (z. B. Ascobolus furfuraceus). Sowohl bei den einzelligen, wie bei den mehrzelligen Carpogonien kommt es vor, dass ein mehr oder minder langer schlauchartiger Fortsatz über den Carpogon sich erhebt, welcher alsdann den männlichen Befruchtungsstoff aufnimmt; wir wollen dieses Conceptionsorgan, welches bei der späteren Entwickelung der Frucht sich nicht betheiligt, allgemein als Trichogyne bezeichnen, ein Name, der von Thuret und Bornet zunächst dem betreffenden Organ der Florideen gegeben wurde. Aehnlich wie der Griffel am Fruchknoten der Phanerogamen kann auch die Trichogyne der Carposporeen bald stark, bald gar nicht entwickelt sein; nicht vorhanden ist z. B. die Trichogyne bei den Characeen und manchen Ascomyceten (Sordaria, Erysiphe), schwach entwickelt z. B. bei Peziza confluens, stark entwickelt bei den Coleochaeten und Florideen. — Das männliche Befruchtungsorgan ist bei den verschiedenen Abtheilungen der Carposporeen sehr verschieden geformt, was sich offenbar nach der Form des Carpogons und der Lebensweise richtet: nur bei den Coleochaeten und Characeen sind es schwärmende Spermatozoiden, bei den Florideen passiv bewegliche Körperchen, bei den meisten Pilzen Schläuche, welche mit dem Carpogon sich copuliren.

Wer in dem grossen habituellen Unterschied der ächten Pilze und der chlorophyllhaltigen, hierher gerechneten Pflanzen andererseits einen Grund finden wollte, ihre Verwandtschaft zu bestreiten, dem wäre zu entgegnen, dass auch die Gewebebildung vieler Pilze mit der vieler Florideen auffallende Aehnlichkeiten darbietet; das Hyphengewebe mancher Gallertpilze findet sein Analogon in dem Gallertgewebe vieler Florideen; ebenso sind die Zellreihen, aus denen die Mycelfäden (Hyphen) der Pilze bestehen, eben auch nur habituell verschieden von den verzweigten Zellreihen, aus denen der Thallus mancher Coleochaeten und sehr vieler Florideen besteht.

Auch ist hervorzuheben, dass man, um die Verwandtschaften verschiedener Pflanzenabtheilungen aufzufinden, nicht die höchst entwickelten Formen, sondern die einfachsten vergleichen muss; thut man dies aber im vorliegenden Fall, so zeigt sich, dass sich an die einfachsten Florideen einerseits die Coleochaeten und Characeen, andererseits aber auch die einfachsten Ascomyceten anschliessen; jede dieser Reihen aber entwickelt sich in eigenthümlicher Weise weiter zu höheren Formen, so dass, wenn man die vollkommensten Ascomyceten mit den vollkommensten Florideen und Coleochaeten vergleicht, nur noch geringe Aehnlichkeiten aufzufinden sind.

## Chlorophyllhaltige Carposporeen.

Es sind sämmtlich untergetauchte Wasserpflanzen, deren vegetative und reproduktive Organe in mehr oder minder hohem Grade die Neigung haben, sich mit eigenthümlicher Rinde zu umgeben; am ausgesprochensten ist diese Rinden-

bildung bei der Gattung Chara, wo ich sie weiter unten näher beschreiben werde, ferner sehr deutlich bei vielen Ceramiaceen, mehr rudimentär und nur auf die Frucht beschränkt bei den Coleochaeten. Neben solchen berindeten Formen finden sich als nächste verwandte auch unberindete vor. — Bei allen hierher gehörigen Pflanzen ist die Frucht im Verhältniss zu dem sie erzeugenden Thallus verhältnissmässig klein, der in der Fruchtbildung ausgesprochene Generationswechsel also nicht scharf ausgeprägt.

## A. Die Coleochaeten.

Das Carpogon ist einzellig mit langer, oben sich öffnender Trichogyne versehen, die Befruchtung wird durch kleine Schwärmzellen vermittelt, welche aus besonderen kleinen Zweigen oder aus getheilten Gliederzellen entstehen. Im Basaltheil des befruchteten Carpogons entsteht eine stark wachsende, von Zweigschläuchen umrindete Zelle, welche erst in der nächsten Vegetationsperiode zahlreiche Carposporen in Form von Schwärmzellen entwickelt.

Die *Coleochaeten*[1]) sind kleine (1—2 Mill. grosse), aus verzweigten Zellreihen sich aufbauende chlorophyllgrüne Süsswasseralgen, welche in stehenden und langsam fliessenden Gewässern, auf untergetauchten Pflanzentheilen (z. B. Equiseten) festsitzend, kreisrunde, dicht anliegende Scheiben oder polsterartige Stöcke bilden; ihr Chlorophyll nimmt die Form wandständiger Platten oder grösserer Klumpen an; den Namen Coleochaete (Scheidenhaar)

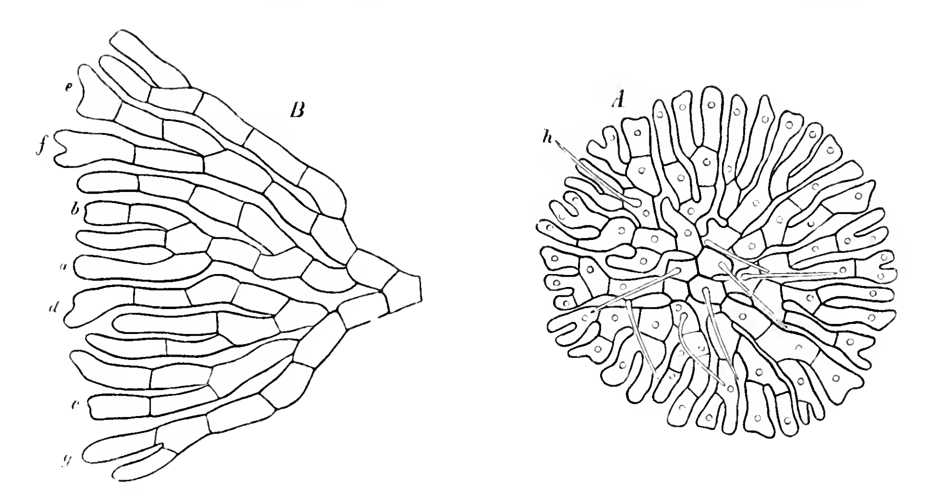



Fig. 186. *A* Coleochaete soluta, eine ungeschlechtliche Pflanze (250mal vergr.); *B* Stück einer solchen Scheibe. Die Buchstaben *a*—*g* zeigen die fortschreitende Dichotomie der Endzellen. (Nach Pringsheim).

verdankt die Gattung dem Umstande, dass gewisse Zellen des Thallus seitliche, in engen Scheiden steckende farblose Borstenhaare bilden (Fig. 186 *A*, *h*). Vergleicht man die Wachsthumsverhältnisse der verschiedenen Arten, so zeigen sich zwei extreme Fälle, verbunden durch Uebergangsformen; das eine Extrem bildet C. divergens, die sich aus der Spore entwickelnd zunächst kriechende, unregelmässig verzweigte, gegliederte Fäden erzeugt, aus denen aufsteigende, ebenfalls unregelmässig verzweigte gegliederte Aeste entspringen; der ganze Thallus nimmt keine bestimmte Form an; bei C. pulvinata dagegen bildet er ein halbkugeliges Polster; die aus der Keimung hervorgehenden Zellfäden verzweigen sich in einer

---

1) Pringsheim in Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. II, p. 1.

Ebene ziemlich unregelmässig, aber ungefähr eine Scheibe bildend; von ihnen aus erheben sich aufstrebende, gegliederte, verzweigte Aeste, welche das Polster bilden; bei den folgenden Arten unterbleibt nun die Bildung aufstrebender Aeste, aber die der Unterlage angeschmiegten bilden eine mehr oder minder regelmässige Scheibe; bei C. irregularis kommt diese dadurch zu Stande, dass unregelmässige, in einer Ebene liegende Verzweigungen nach und nach alle Zwischenräume erfüllen, bis eine fast lückenlose Zellschicht entsteht; bei Coleochaete soluta (Fig. 186) beginnt dagegen an den beiden ersten Tochterzellen der keimenden Spore eine dichotomische Verzweigung mit entsprechender Zelltheilung derart, dass schon frühzeitig eine geschlossene Scheibe von radialen Gabelzweigen entsteht, die entweder locker neben einander liegen oder seitlich dicht zusammenschliessen. Während bei den vorigen Arten die Zweige seitlich aus Gliederzellen hervortreten, niemals aber aus der Endzelle eines Astes, ist bei C. soluta mit dem regelmässigen scheibenförmigen, centrifugalen Wuchs bereits die Dichotomie eingetreten; die höchste Ausbildung erreicht dieses Verhalten bei C. scutata, die aus der Keimung hervorgehenden ersten Zellen bleiben hier von Anfang an seitlich verbunden, bilden nicht isolirte Zweige; die einmal angelegte kreisrunde Scheibe wächst an Umfang sich vergrössernd fort, indem die Randzellen durch radiale und tangentiale Wände sich theilen; im Grunde ist dieses Wachsthum zurückzuführen darauf, dass die seitlich verbundenen ersten Zweige radial mit gleicher Geschwindigkeit fortwachsen und sich durch Querwände (hier tangentiale) gliedern, während die Verbreiterung der Endzelle jeder Radialreihe mit der darauf folgenden Radialtheilung einer Dichotomie entspricht. Das bei den vorigen Arten herrschende Gesetz, dass nur die Endzelle eines Zweiges durch Querwände getrennt wird, nimmt bei C. scutata den Ausdruck an, dass hier nur die Randzellen der Scheibe durch tangentiale Wände getheilt werden. Die Fortpflanzung der Coleochaeten wird durch ungeschlechtliche Schwärmsporen und durch geschlechtlich erzeugte, ruhende Oosporen bewirkt. Die Oosporen erzeugen nicht sofort neue Pflanzen, sondern mehrere Schwärmsporen. Es findet folgender Generationswechsel statt: die ersten Schwärmsporen, welche im Frühjahr bei beginnender Vegetation aus den Zellen der vorjährigen Oosporenfrüchte hervortreten, erzeugen nur ungeschlechtliche Pflanzen, also solche, die nur Schwärmzellen bilden; erst nach einer verschieden langen Reihe ungeschlechtlicher Generationen entsteht eine geschlechtliche Generation, die entweder monöcisch oder diöcisch sein kann (je nach der Species). Durch die Befruchtung wird in den Oogonien, welche sich mit einer eigenthümlichen Rindenzellschicht bekleiden, e i n e Oospore erzeugt, welche sich selbst wieder in eine parenchymatische Frucht umbildet, aus deren Zelle in der nächsten Vegetationsperiode die ersten Schwärmsporen hervorkommen (Pringsheim).

Die Zoogonidien (Fig. 187 *D*) können in allen vegetativen Zellen der Coleochaeten entstehen, bei C. pulvinata vorzugsweise aus den Endzellen der Zweige; sie bilden sich immer aus dem ganzen Inhalt der Mutterzelle und entweichen durch ein rundes Loch in der Haut derselben.

Das Carpogonium ist immer die Endzelle eines Zweiges, bei C. scutata also die Endzelle einer radialen Reihe (Nägeli). Die Einzelnheiten seiner Ausbildung unterliegen, je nach dem Wuchs der Pflanze, manchen, wenn auch untergeordneten Modificationen; wir betrachten zunächst eine Species, die C. pulvinata (Fig. 187), etwas genauer. Die Endzelle eines Zweiges schwillt an und verlängert sich zugleich in einen engen Schlauch (*og* links in *A*), der sich dann öffnet (*og''* rechts in *A*) und einen farblosen Schleim austreten lässt. Das chlorophyllhaltige Protoplasma des ausgebauchten Theils bildet den Eikörper, in welchem ein Zellkern sichtbar ist. Gleichzeitig entstehen an benachbarten Zellen die Antheridien, indem zwei bis drei Ausstülpungen (*an* in *A*) hervorwachsen, die sich durch Querwände abgliedern; jede so gebildete ungefähr flaschenförmige Zelle ist ein Antheridium, ihr gesammter Inhalt bildet ein Spermatozoid (*z*) von ovaler Form und zwei Cilien, welches sich wie eine Schwärmspore bewegt, dessen Eintritt in das Ogonium aber noch nicht beobachtet wurde. Die Wirkung der Befruchtung macht sich im Carpogonium indessen dadurch bemerklich, dass sich der

Inhalt desselben mit einer eigenen Haut umgiebt, diese Frucht wächst nun noch beträchtlich fort und zugleich beginnt ihre Umrindung (r), indem aus der Trägerzelle Zweige hervorwachsen (A, og''), welche sich ihr dicht anschmiegen; sie bilden ihrerseits Zweige, welche sich ebenfalls anschmiegen und quer theilen; auch Zweige anderer Aeste legen sich an (B); die Trichogyne wird nicht berindet. Dies Alles geschieht im Mai bis Juli; während nun später die Inhalte der übrigen Zellen der Pflanze verschwinden, färben sich die Wände der Frucht tief dunkelbraun. Erst im nächsten Frühjahr beginnt die weitere Umbildung des

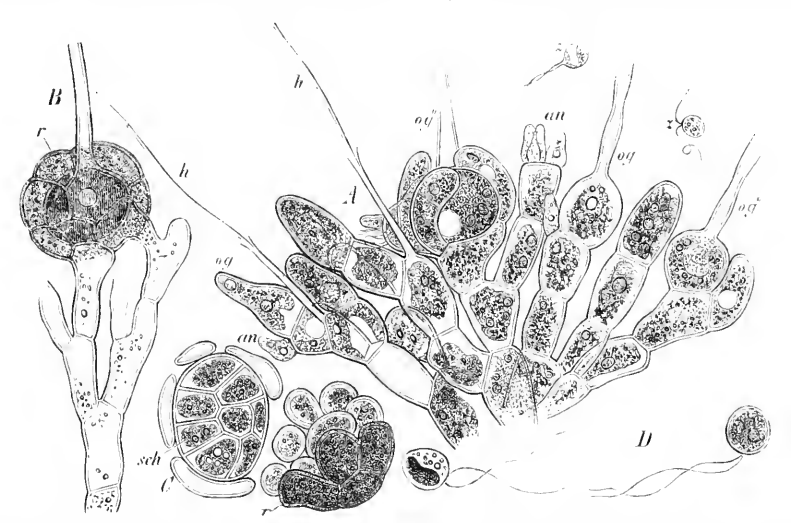



Fig. 187. A Theil eines fructificirenden Stockes von Coleochaete pulvinata (350); B reifes berindetes Oogonium; C keimende Früchte von C. pulvinata, in deren Zellen die Schwärmsporen gebildet werden; D Schwärmsporen. (B—D 280mal vergr.). Nach Pringsheim.

Fruchtinhalts; durch succedane Zweitheilung bildet sich ein parenchymatisches Gewebe; die Rinde wird gesprengt und abgeworfen (Fig. 187 C), aus jeder Zelle der Frucht entsteht eine gewöhnliche Schwärmzelle, aus dieser eine ungeschlechtliche Pflanze. — Von diesen Vorgängen weicht C. scutata (die am meisten abweichende) nur insofern ab, als hier die sich berindenden Oogonien in der Fläche der Scheibe liegen und die Antheridien durch Viertheilung von Scheibenzellen entstehen.

Auf verschiedene verwandtschaftliche Beziehungen zwischen den Coleochaeten mit den Florideen und Characeen hat schon Pringsheim l. c. hingewiesen.

## B. Die Florideen.

Das Carpogon ist entweder einzellig oder aus mehreren Zellen zusammengesetzt, immer mit einer sich nicht öffnenden Trichogyne versehen, welche im letzten Fall von einer seitlichen Zellenreihe, dem Trichophor, getragen wird. Die Befruchtung findet durch nicht selbstbewegliche rundliche Spermatozoiden statt, welche mit der Trichogyne copuliren. In Folge der Befruchtung erzeugt der nicht zum Trichophor gehörige Basaltheil des Carpogons durch Sprossung haufenweise Sporen als Endglieder kurzer Zweige; gewöhnlich wird dieser Sporenhaufen mit einer Hülle umgeben und bildet so ein Cystocarp.

Die *Florideen* [1]) sind eine ausserordentlich formenreiche Algengruppe, die mit wenigen Ausnahmen (Batrachospermum, Hildebrandlia) dem Meer angehört. — Im Leben sind sie

1) Nägeli und Cramer: Pflanzenphysiol. Untersuchungen. Zürich 1855. Heft I. 1857. Heft IV. — Thuret: Ann. des sc. nat. 1855. (Récherches sur la fécondation etc.). — Prings-

roth oder violett gefärbt; die grüne Farbe ihrer Chlorophyllkörner ist nämlich durch ein rothes Pigment[1] verdeckt, das sich mit kaltem Wasser ausziehen lässt. Der Thallus besteht bei den einfachsten aus verzweigten Zellreihen, die sich durch Spitzenwachsthum und Quertheilung ihrer Scheitelzellen verlängern. Eine scheinbare Gewebebildung wird bei vielen Ceramiaceen[2] dadurch hervorgebracht, dass Zweige ihren Mutteraxen dicht angeschmiegt fortwachsen und sie mit einer Berindung umgeben, ähnlich wie bei Chara. Bei andern Florideen ist der Thallus eine Zellenfläche, die aber häufig mehrschichtig wird; bei manchen (Hypoglossum, Delesseria) nimmt er den Umriss gestielter Laubblätter an, denen auch eine Nervatur nicht fehlt; bei anderen (Sphaerococcus, Gelidium) sind es mehr fadenförmige oder schmal bandartige Gewebekörper, die sich vielfach verästeln (Plocamium u. a.). In allen diesen Fällen findet nach Nägeli (Neuere Algensysteme p. 248) Spitzenwachsthum durch eine Scheitelzelle (bei Peissomelia, vielleicht durch mehrere) statt; bei den einfacheren Formen besteht die Segmentbildung in Quertheilungen, bei anderen werden durch schiefe Wände zwei bis drei Segmentreihen gebildet. Eine artenreiche Gruppe, die Melobesiaceen[3]), bildet scheibenförmige Thallome, die centrifugal am Umfang fortwachsen und der Unterlage, meist grosseren Algen, dicht anliegen, ähnlich wie Coleochaete scutata, der Thallus ist aber mehrschichtig und seine Zellwände mit Kalk inkrustirt.

Ungeschlechtliche Vermehrung wird durch unbewegliche Gonidien vermittelt, welche sehr häufig zu je vier in einer Mutterzelle entstehen und daher Tetrasporen (besser Tetragonidien) genannt werden; zuweilen erzeugt die Mutterzelle jedoch ein, zwei oder acht Gonidien; den Nemalieen fehlen sie ganz. Wenn der Thallus aus Zellenreihen besteht, so werden die Tetragonidien in der Endzelle seitlicher Zweige erzeugt, bei anderen (mit Ausnahme der Phyllophoraceen) liegen sie im Thallusgewebe eingebettet, oft in besonders geformten Zweigen in grosser Zahl.

Die Geschlechtsorgane entstehen an Exemplaren, welche keine Gonidien bilden, und zwar entweder monoecisch oder diöcisch.

Die Antheridien sind entweder einzelne Zellen am Ende längerer gegliederter Zweige, von denen jede nur ein Spermatozoid erzeugt (Batrachospermum), oder die Mutterzellen der Spermatozoiden sitzen in grosser Zahl dicht beisammen auf einer gemeinsamen Axe als Endglieder eines sehr kurzgliedrigen Verzweigungssystems, so bei den Ceramieen; bei Ni-

heim. Ueber die Befruchtung und Keimung der Algen. Berlin 1855. — Nägeli: Sitzungsber. der k. bayerischen Akad. d. Wiss. — Bornet u. Thuret: Annales des sc. nat. 1867. 5. série. T. VII. — Solms-Laubach: bot. Zeitg. 1867. No. 21, 22.

1) Der rothe Farbstoff wurde von Rosanoff mit kaltem Wasser ausgezogen und genauer untersucht; er ist im durchfallenden Licht karminroth, im reflectirten röthlich gelb; diese Fluorescenz zeigen auch die Chlorophyllkorner selbst, welche mit grüner Farbe zurückbleiben, wenn der rothe Farbstoff (das Phycoerythrin) bei Verletzung der Zellen aus ihnen heraus diffundirt; ebenso bleibt die ganze Pflanze grün zurück, wenn der rothe Farbstoff durch Wasser extrahirt oder durch Erwärmen zerstört wird (Rosanoff in Comptes rendus 9. April 1866). — Neben den durch das Phycoërythrin gerötheten Chlorophyllkörnern fand Cohn in Bornetia farblose Krystalloide von eiweissartiger Substanz, welche sich bei Verletzung oder Tödtung der Zellen durch den dann aus den Chlorophyllkörnern austretenden Farbstoff schön roth färben (Arch. f. mik. Anat. von Schultze, III, p. 24); schon früher hatte Cramer derartige rothe Krystalloide in Bornetia, welche in Kochsalzlösung aufbewahrt wurde, beobachtet und genau beschrieben; nach ihm sind sie theils hexagonal, theils octaedrisch (Vierteljahrschr. der naturf. Ges. in Zürich. VII). — Julius Klein (Flora 1871, No. 11) fand farblose Krystalloide in Griffithsia barbata, Gr. neapolitana, Gongoceras pellucidum, Callithamnion seminudum, und nach ihm entstehen die roth gefärbten, auch ausserhalb des Zellenlumens vorkommenden Krystalloide erst nach Einwirkung von Kochsalzlösung, Weingeist, Glycerin, indem ihre farblose Grundsubstanz den diffusiblen rothen Florideenfarbstoff aufnimmt. — Ueber Phycoërythrin s. Askenasy, bot. Zeitg. 1867, No. 30.

2) Cramer: physiol. system. Unters. über d. Ceram. Zürich 1863.

3) Rosanoff: Mém. de la sociét. imper. d. sc. nat. de Cherbourg T. XII. 1856.

tophyllum bedecken sie dichtgedrängt einzelne Flächenstücke des aus einer Zellschicht bestehenden Thallus; bei den Melobesien entstehen sie in Höhlungen, überwölbt von dem umliegenden Gewebe. — Die rundlichen Spermatozoiden besitzen keine Cilien und schwärmen nicht, sie werden passiv vom Wasser fortbewegt und unter der grossen Zahl gelangen einzelne zur Berührung mit der Trichogyne des Carpogoniums; sie adheriren an dieser und nach Auflösung der berührten Wandstelle tritt ihr Inhalt in die Trichogyne über. Die Trichogyne bleibt immer geschlossen.

Nach der Bildung des Carpogoniums unterscheiden wir drei Typen:

1) Bei den Nemalieen, zu denen auch unser Batrachospermum gehört[1]), besteht das ganze weibliche Organ ähnlich wie bei den Coleochaeten nur aus einer Zelle, welche oben in eine lange Trichogyne ausläuft (Fig. 188 *I t*). Nach der Befruchtung wird der Bauch des Carpogons durch Theilungen vielzellig (Fig. 188 *II c*); die Theilzellen wölben sich nach aussen und bilden einen dichten Haufen kurzer Zweige (*IV*, *V c*) deren Endglieder die Carposporen bilden. Diese einfache Sporenfrucht erhält bei Batrachospermum eine lockere Fruchthülle dadurch, dass unterhalb des Carpogoniums längere Zweige hervorwachsen.

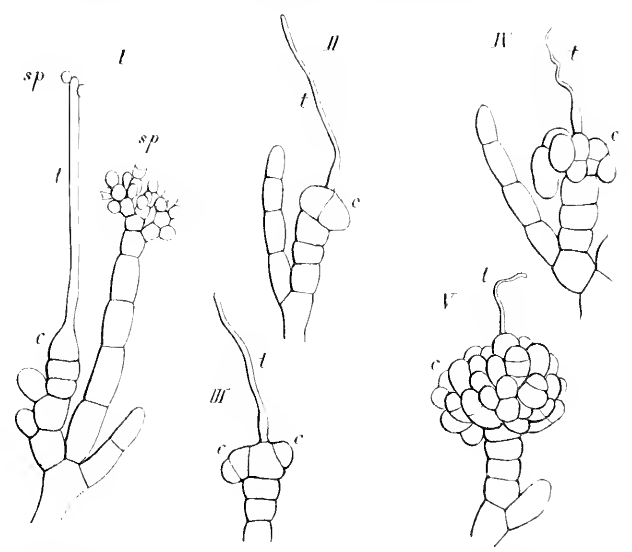



Fig. 188. Nemalion multifidum; *I* ein Zweig mit Carpogon *c* und Spermatozoiden *sp*; *II*, *III* beginnende Fruchtbildung, *IV*, *V* Ausbildung des Sporenhaufens, — *t* bedeutet überall Trichogyne, *c* Carpogon und Frucht (nach Thuret und Bornet).

2) Bei den Ceramieen, Spermothamnieen, Wrangelieen u. a. ist das Carpogonium schon vor der Befruchtung ein mehrzelliger Körper, der aus der Endzelle eines kurzen Zweiges entsteht; eine seitliche Zellreihe dieses Körpers (Fig. 189 *A f*) trägt an ihrem Gipfel die Trichogyne und wird als Trichophor bezeichnet. Dieser entwickelt sich nach der Befruchtung nicht weiter; dagegen werden andere neben dem Trichophor liegende Zellen durch die Befruch-

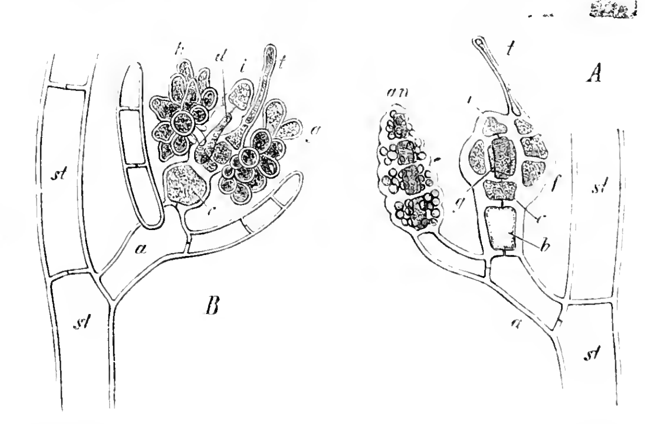



Fig. 189. Herpothamnion hermaphroditum. *A* ein Ast mit der Anlage des Cystocarps (*st*) und einem Antheridium *an*. — *B* nach der Befruchtung, das sich entwickelnde Cystocarp (nach Nägeli).

1) Ueber die wahrscheinlich ebenfalls hierher gehörige Lemannia vergl. Sirodot ann. d. sc. nat. 5e série XVI 1872.

lung zu neuem Wachsthum angeregt und erzeugen auf kurzen Stielen zahlreiche, dichtgehäufte Sporen (Fig. 189 *B g h*). Bei Lejolisia (Fig. 190) ist es die centrale Zelle des ebenfalls mehrzelligen Carpogoniums, welche die Sporen erzeugt, während die äusseren Zellen des Carpogons zu gegliederten Fäden auswachsend eine geschlossene Hülle erzeugen (Fig 190 *B C*), die sich später am Scheitel öffnet und an deren Aussenseite die Trichogyne und der Trichophor noch zu sehen sind (Fig. 190 *d g*). — Es ist an diesen Beispielen leicht ersichtlich, dass durch die Befruchtung der Trichogyne nicht diese selbst, ja nicht einmal die Zellen des Trichophors zu weiterer Entwickelung angeregt werden, dass es vielmehr benachbarte Zellen sind, an denen sich die Folgen der Befruchtung dadurch geltend machen, dass sie auswachsen, sich verzweigen und theilen und endlich auf kurzen Stielen die Sporen bilden; dass ferner auch die Entstehung der Fruchthülle eine Folge der Befruchtung ist. Die Früchte der Florideen werden gewöhnlich als Cystocarpien bezeichnet.

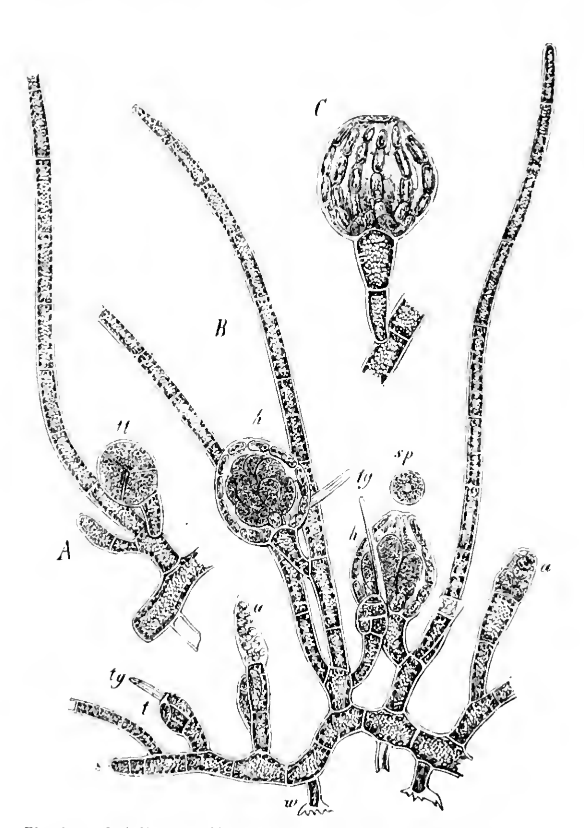



Fig. 190. Lejolisia mediterranea (nach Bornet, etwa 150mal vergr.); *A* kleines Stück eines kriechenden Fadens mit einem Wurzelhaar und einem aufrechten Ast, dessen unteres Glied einen Zweig mit Tetragonidien *tt* trägt. — *B* eine geschlechtliche (monöcische) Pflanze; *w* Wurzelhaare des kriechenden Stammes, dessen Scheitelzelle bei *s* liegt, dessen aufrechte Aeste die Geschlechtsorgane tragen; *a a* Antheridien, in denen die axile Zellreihe leider nicht angedeutet ist; *tg* Trichogyne neben dem Scheitel *t* des Fruchtastes, *h* die Hülle des Cystocarps; bei *sp* eine aus dem Cystocarp ausgetretene Spore. — *C* ein schon entleertes Cystocarp, dessen Hülle aus Zellreihen besteht.

3) Den complicirtesten und merkwürdigsten Befruchtungsvorgang fanden Thuret und Bornet bei der Gattung Dudresnaya; hier entstehen die Cystocarpien nämlich auf ganz anderen Zweigen als der Trichophor; nachdem die an ihrer Basis schraubig gewundene, lange Trichogyne befruchtet worden ist, sprossen unterhalb derselben Zweige hervor, welche zu den eigentlich fruchtbaren Zweigen erst hinüberwachsen; jeder dieser letzteren besitzt eine kugelige Scheitelzelle, an diese legt sich einer jener Verbindungsschläuche dicht an, wächst dann weiter und verbindet sich nach und nach in derselben Weise mit mehreren Fruchtzweigen; an den Berührungsstellen verschwindet die Wandung zwischen Verbindungsschlauch und der Zelle des Fruchtzweiges. Der so copulirte Theil des Verbindungszweiges schwillt an und füllt sich mit Protoplasma, welches sich durch Wände abschliesst, und erzeugt nun erst das Cystocarp. Die Verbindungsschläuche übertragen also die befruchtende Wirkung von einer Trichogyne aus auf mehrere Fruchtzweige, und eine Befruchtung genügt, um an verschiedenen Zweigen mehrere Cystocarpien zu erzeugen.

## C. Die Characeen[1].

Das Carpogonium besteht aus einer verhältnissmässig grossen und einigen kleinen Zellen, welche letztere unter dem Namen der Wendungszellen bekannt sind und wahrscheinlich einen sehr rudimentären Trichophor darstellen, dessen Trichogyne nicht entwickelt ist. Die Befruchtung wird durch fadenförmige, schwärmende Spermatozoiden bewirkt, die im Innern sehr eigenthümlicher Antheridien entstehen. — Das Carpogonium ist schon vor der Befruchtung von fünf schraubig gewundenen Schläuchen umhüllt, welche aus seiner Trägerzelle entstehen. — In Folge der Befruchtung wird die grosse Zelle des Carpogons zu einer ruhenden (umrindeten) Spore, welche bei der Keimung einen Vorkeim entwickelt, an welchem die geschlechtliche Pflanze als Seitenspross entsteht. Gonidien werden nicht gebildet.

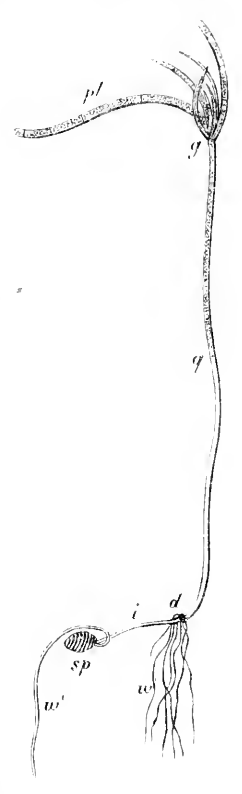



Fig. 191. Chara fragilis; keimende Spore *sp*; *i*, *d*, *q*, *pl* bilden zusammen den Vorkeim (*pl* ist gegliedert, was hier nicht deutlich ist); bei *d* die Rhizoiden *w''*; *w'* die sogen. Hauptwurzel; bei *g* die ersten Blätter (kein Quirl) der Laubpflanze, der zweiten Generation (nach Pringsheim etwa 4mal vergr.).

Die Characeen sind untergetauchte, im Boden angewurzelte, aufrecht wachsende, chlorophyllreiche Wasserpflanzen, welche $^1/_{10}$ bis 1 Meter Höhe erreichen; sie haben einen sehr schlanken Wuchs, da sie bei dieser Höhe nur $^1/_2$ bis 2 Mm. dicke Stämme und Blätter bilden; bei einem algenähnlichen Habitus zeigen sie eine zarte Structur, die zuweilen durch Kalkablagerung auf ihrer Oberfläche mehr Festigkeit gewinnt. Sie leben herdenweise in meist dichtgedrängten Rasen am Grunde von Susswasserseen, Graben und Bächen; manche wachsen in tiefen, andere in seichten, manche in stagnirenden, andere in schnell fliessenden Gewässern; neben einjährigen Arten finden sich auch ausdauernde unter ihnen.

Bei der grossen Anzahl von Arten, welche über alle Welttheile verbreitet sind, herrscht dennoch eine so grosse Uebereinstimmung, dass sie sämmtlich in zwei Gattungen eingereiht werden können.

Aus der Centralzelle der Charenfrucht entwickelt sich bei Chara (bei Nitella ist dies noch nicht beobachtet) nicht unmittelbar die geschlechtliche, blätterbildende Pflanze, sondern ein nur geringe Dimensionen erreichender Vorkeim, der aus einer einfachen Zellreihe mit begrenztem Spitzenwachsthum besteht; aus einer rückwärts von der Spitze desselben liegenden Gliederzelle wächst unter einem beinahe rechten Winkel aus der Vorkeimaxe der Stamm der blättertragenden Geschlechtspflanze hervor. Das unbegrenzte Spitzenwachsthum derselben wird vermittelt durch eine Scheitelzelle (Fig. 191 *t*), von welcher durch Querwände Segmente abgeschnitten werden. Jedes Segment theilt sich alsbald nochmals durch eine Querwand in zwei uber einander liegende Zellen, deren untere *g* jedesmal ohne weitere Theilung zu einem (nicht selten 5—6 Ctm.) langen Inter-

1) A. Braun: Ueber die Richtungsverhältnisse der Saftströme in den Zellen der Charen. Monatsber. d. Berliner Akad. d. Wiss. 1852 u. 1853. — Pringsheim: Ueber die nacktfüssigen Vorkeime der Charen, in dessen Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. III. 1864. — Nägeli: Die Rotationsströmung der Charen, in dessen Beiträgen zur wiss. Bot. II. 1860, p. 61. — Thuret: Sur les anthéridies des cryptogames. Ann. des sc. nat. 1851. T. XVI, p. 19. — Montagne: Multiplication des charagnes par division. Ibidem 1852. T. XVIII, p. 65. — Göppert u. Cohn: Ueber die Rotation in Nitella flexilis. Bot. Zeitg. 1849. — De Bary: Ueber die Befruchtung der Charen. Monatsber. d. Berliner Akad. 1871. Mai.

nodium heranwächst, während die obere sich kaum verlängernde zunächst durch eine senkrechte Wand halbirt und in jeder Hälfte durch weitere succedane Wände ein Quirl von peripherischen Zellen *b*, *b* gebildet wird. Aus diesem so constituirten Knoten entwickeln sich die Blätter, je eines aus einer der peripherischen Zellen, und die normalen Seitenzweige, jedesmal aus der Axel des ersten oder der beiden ersten Blätter des succedanen Quirls. Die 4—10 Blätter eines solchen wiederholen in ihrer Entwickelung die Wachsthumsvorgänge des Stammes in modificirter Weise, ihr Spitzenwachsthum ist aber begrenzt, nach Bildung einer bestimmten Zahl von Gliedern hört die Scheitelzelle auf sich zu theilen und wächst zu der meist zugespitzten Terminalzelle des Blattes aus (Fig. 192 *A*, *b''*); aus diesen Blättern können Seitenblättchen (secundäre Strahlen) entstehen, auf ganz ähnliche Art, wie jene aus dem Stamme sich bildeten, und die secundären Strahlen des Quirls können wieder solche von höherer Ordnung produciren. Die successiven Quirle eines Stammes alterniren, und zwar so, dass die ältesten Blätter der Quirle, in deren Axeln die Zweige stehen, in eine den Stamm umwindende Schraubenlinie geordnet sind. In derselben Richtung erfährt gewöhnlich auch jedes Internodium eine nachträgliche Torsion. — Die Seiten-

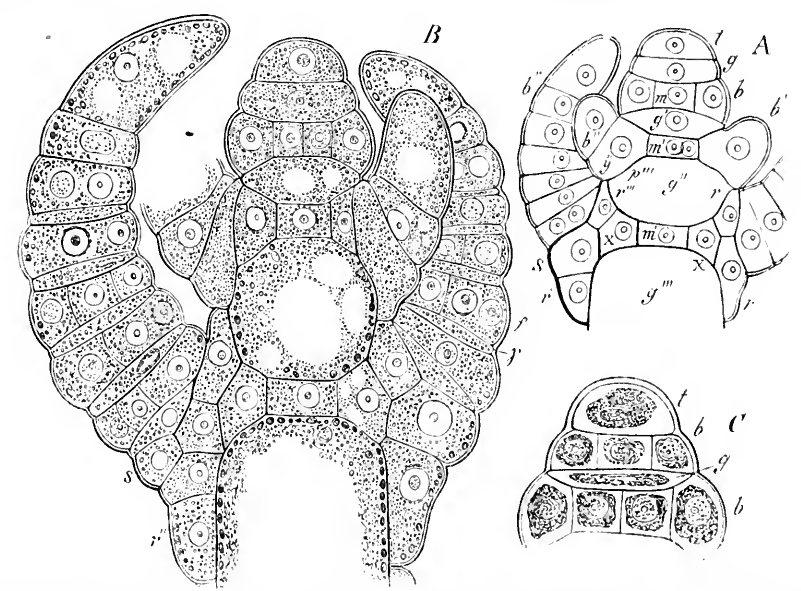



Fig. 192. Chara fragilis, Längsschnitt durch die Knospe; bei *A* ist der Inhalt der Zellen weggelassen, bei *B* ist die feinkörnige Substanz Protoplasma, die grösseren Körnchen Chlorophyll; man bemerkt die Vacuolenbildung; bei *C* ist der Inhalt der Zellen durch Jodlösung contrahirt (500).

sprosse, von denen sich bei Chara immer einer in der Axel des ältesten, bei Nitella je einer in den Axeln der beiden ältesten Blätter des Quirls entwickelt, wiederholen den Hauptstamm in allen Verhältnissen (Fig. 203). — Es wurde schon erwähnt, dass die Blätter eine dem Stamm ähnliche Gliederung erfahren; auch sie bestehen aus anfangs sehr niedrigen (Fig. 192 *B* γ), später aber lang gestreckten Internodien, welche durch niedrige Querscheiben, die Blattknoten, getrennt sind; aus diesen treten die Blättchen (Seitenstrahlen) in succedanen Quirlen hervor, welche am Hauptstrahl jedoch geradlinig über einander stehen, nicht alterniren (β in Fig. 193). Jedes Blatt beginnt mit einem Knoten (Basilarknoten), durch den es mit dem Stammknoten verbunden ist, ebenso jedes Blättchen an seinem Hauptblatt. Diese Basilarknoten sind die Ausgangspuncte für die Bildung der Rinde, welche bei der Gattung Chara die Internodien des Stammes überzieht, die aber den Nitellen fehlt. Von dem Basilarknoten jedes Blattes läuft ein individualisirter Rindenlappen abwärts und einer aufwärts (vergl. Fig. 192 *r*, *r'*, *r''* u. Fig. 194); in der Mitte jedes Internodiums treffen

daher ebenso viele absteigende Rindenlappen, als Blätter im Quirle sind, mit dem vom nächst unteren Quirl aufsteigenden Rindenlappen zusammen; die Zahl der letzteren ist jedoch um einen geringer, weil das Blatt, in dessen Axel der Seitenspross entsteht, keinen aufsteigenden Lappen bildet. Die Rindenlappen schliessen seitlich zusammen und bilden eine geschlossene Hülle um das Internodium, in der Mitte desselben schieben sich die auf- und absteigenden prosenchymatisch in einander. Die Berindung entsteht so früh, dass das

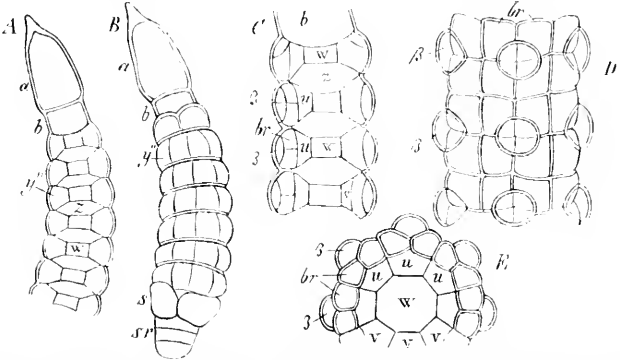



Fig. 193. Chara fragilis, Blätter. *a* Endglied, *b* vorletztes Glied eines Blattes; *z* Internodialzellen des Blattes, *w* Blattknotenzelle; *y''* Mutterzelle eines Seitenstrahls und seines Basilarknotens, aus ihr entsteht *v* und *u* (das Verbindungsglied), *br* der Basilarknoten, der vier einfache Rindenlappen liefert, und *β* der Seitenstrahl. *A* und *C* im Längsschnitt, *B* ganzes junges Blatt, von aussen gesehen, mit dem Stipulus *s* und seinem absteigenden Stamm-Rindenlappen *sr*; *D* mittlerer Theil eines älteren, doch noch jungen Blattes von aussen; *E* Querschnitt eines Blattknotens von dem Alter wie *D*.

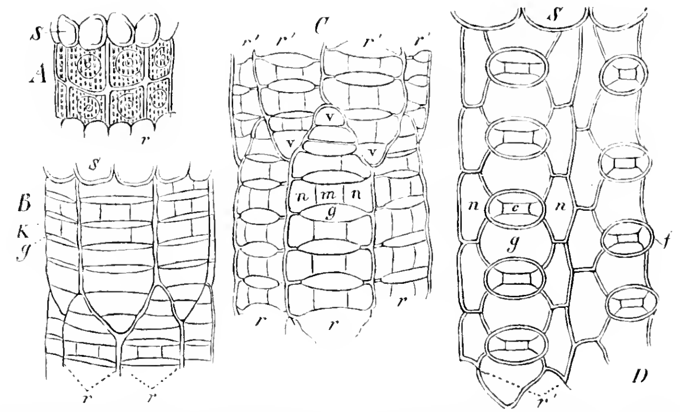



Fig. 194. Entwickelung der Stammrinde bei Chara fragilis; *A* ein sehr junges Internodium des Stammes mit den noch einzelligen Rindenlappen (*r*); *B—D* weitere Entwickelung derselben; *r*, *r* bedeutet überall die von unteren Blättern aufsteigenden, *r'*, *r'*, *r'* die von oberen Blättern absteigenden Rindenlappen; *v*, *v* die Scheitelzelle jedes Rindenlappens; *g*, *g* seine Internodialzellen, *n*, *m*, *n* seine Knotenbildung, *c* in *D* die Centralzelle eines Rindenknotens. — *S* bedentet überall die paarig aus den Blattbasen entspringenden einzelligen »Stipulargebilde«.

sich verlängernde Internodium von Anfang an berindet ist, die Rippenlappen folgen genau seiner Ausdehnung in Länge und Dicke. Jeder Rindenlappen wächst gleich dem Stamme mittelst einer Scheitelzelle fort, dieselbe bildet Quersegmente, aus deren jedem durch nochmalige Quertheilung eine Rindenlappeninternodialzelle und eine Rindenlappenknotenzelle hervorgeht; letztere theilt sich durch successive Wände in eine innere, dem Stamminternodium anliegende und in drei äussere Zellen, deren mittlere häufig in Form eines Stachels oder Knopfes (ein Blatt nachahmend) hervorwächst; die seitlichen äusseren Zellen der Knoten wachsen dagegen, der Verlängerung des Internodiums auf- und abwärts folgend, zu längeren Röhren aus, so dass jeder Rindenlappen aus drei parallelen Zellreihen besteht, de-

ren mittlere aber abwechselnd kurze und lange (Internodial- und Knoten- Zellen besitzt; die von den Blättchen ausgehende Berindung der Blätter ist viel einfacher (*b r* in Fig. 193). — Aus den Basilarknoten der Charen entspringen auch noch andere, blattähnliche Gebilde, die Braun als Stipulae bezeichnet, sie sind immer einzellig, bald sehr kurz, bald lange Schläuche, die sowohl auf der Innen- als Aussenseite des Blattgrundes hervortreten (*S* in Fig. 192).

Die Knoten sind die Bildungsherde aller seitlichen Glieder der Characeen. Die wurzelartigen Gebilde (Rhizoiden) entspringen aus den äusseren Zellen der unteren Knoten der Hauptsprosse; sie bestehen aus langen, hyalinen, schief abwärts wachsenden Schläuchen, die nur an der Spitze sich verlängern. Sie bilden sich durch Auswachsen platter Zellen am Umfang des Stammknotens, sie sitzen also mit breitem Fusse diesem auf; diese Wurzelfüsse der stärkeren »Wurzeln« theilen sich aber selbst noch weiter, indem sie besonders am oberen Rande kleinen platten Zellen den Ursprung geben, aus welchen sich dünne »Wurzeln« entwickeln. Die Rhizoidenschläuche bilden nur wenige und weit hinter der fortwachsenden Spitze liegende Querwände, die gleich anfangs schief gestellt sind. Hier stossen die beiden benachbarten Glieder wie zwei mit ihren Sohlen in entgegengesetzter Richtung sich berührende menschliche Füsse zusammen. Die Verzweigung geht immer nur von dem unteren Ende des oberen Gliedes (Fig. 195 *B*) aus; es bildet sich hier eine Anschwellung, welche durch eine Wand sich abschliessend durch weitere Theilung mehrere Zellen erzeugt, die nun zu Zweigen auswachsen; diese stehen daher büschelweise auf einer Seite. Die Schlauchglieder der Rhizoiden erreichen eine Länge von mehreren Millim. bis zu mehr als 2 Ctm., bei einer Dicke von $^1/_{40}$ bis $^1/_{10}$ Millim.

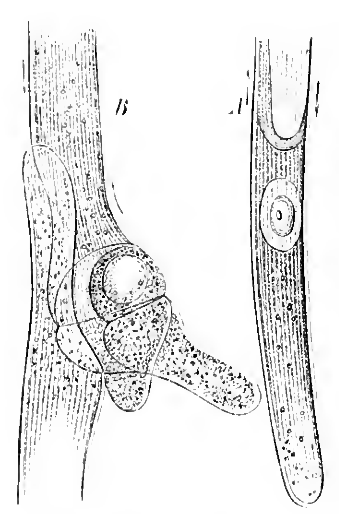



Fig. 195. Rhizoiden von Chara fragilis; *A* Ende eines wachsenden Schlauches; *B* ein sog. Gelenk; der untere Theil des oberen Schlauches verzweigt sich (nach Pringsheim, 240mal vergr.). Die Pfeile bedeuten die Stromrichtung des Protoplasma.

Die vegetative (nicht geschlechtliche) Vermehrung der Characeen geht ebenfalls von den Knoten aus und zeigt dreierlei Modificationen: 1) knollenähnliche Bildungen; die sogen. Amylumsterne bei Chara stelligera; es sind isolirte unterirdische Knoten mit sehr verkürzten Blattquirlen von zierlicher Regelmässigkeit, ihre Zellen mit Stärke und anderen Bildungsstoffen dicht erfüllt; sie erzeugen durch Sprossung neue Pflanzen. 2) Die nacktfüssigen Zweige (Pringsheim): sie bilden sich an überwinterten alten oder an abgeschnittenen Stammknoten von Chara aus den Axeln nicht nur der ältesten, sondern auch der jüngeren Blätter (eines Quirls) und sind im Grunde von den normalen Zweigen nur wenig verschieden; vorzugsweise durch die mangelhafte oder ganz fehlende Berindung des unteren Internodiums und des ersten Blattquirls; die von dem ersten Knoten des Zweiges abwärts gehenden Rindenlappen trennen sich oft von dem Internodium ab und wachsen frei, sich aufkrümmend, fort; die Blätter des untersten Quirls bilden oft keine Knoten. 3) Die Zweigvorkeime; sie entspringen neben den vorigen aus den Knoten des Stammes, sind aber von den Zweigen wesentlich verschieden und den aus der Spore hervorgehenden Vorkeimen gleich gebaut; sie sind gleich jenen nur an Ch. fragilis (von Pringsheim) beobachtet worden. Eine Zelle des Stammknotens erhebt sich und wächst zu einem Schlauch aus, dessen Spitze sich durch eine Querwand abgliedert. In der fortwachsenden Endzelle treten noch weitere Theilungen ein, bis die aus ihr hervorgehende »Vorkeimspitze« aus einer 3—6gliedrigen Zellreihe besteht. Unterhalb der Vorkeimspitze (*ab* in *C* Fig. 196) schwillt der Schlauch an, und die erweiterte Stelle schliesst sich durch eine Querwand als Zelle ab, die Pringsheim den

Knospengrund nennt (in Fig. 196 *C* die Theile *v* bis *d* umfassend). Diese Zelle wird nun durch zwei schiefe Wände in drei Zellen getheilt, deren mittlere (*q*) sich schlauchartig wie ein Internodium verlängert, während die obere und untere kurz bleiben. Aus der unteren bildet sich später ein bewurzelter, blattloser Knoten (*d* in Fig. 196 und Fig. 191), während die obere, welche zwischen der Vorkeimspitze *ab* und der verlängerten Zelle *q* liegt, zur Axe der neuen Generation sich umgestaltet; sie wölbt sich auf der einen Seite nach aussen und theilt sich succedan in die Zellen *I*, *II*, *III* und *v*. Jede der Zellen *I*, *II* *III* verwandelt sich durch Theilungen in eine Zellenscheibe, einen Uebergangsknoten, deren also drei, ohne zwischenliegende Internodien, über einander stehen: die seitlichen Zellen derselben wachsen rechts und links hervor und bilden unvollkommene Blätter von verschiedener Länge; die am meisten auswärts liegende Zelle *v* (Fig. 196 *C*) dagegen beginnt nun eine Zelltheilungsfolge zu zeigen, die der eines normalen blättertragenden Sprosses entspricht; sie ist die Mutterzelle und zugleich die erste Scheitelzelle der neuen Generation, d. h. der aus dem Vorkeim entstehenden geschlechterbildenden Laubpflanze. Die in Fig. 196 *C* angedeutete Verschiebung bewirkt später, dass die Vorkeimspitze rückwärts gedrängt wird, und da dieselbe einem einfachen, unberindeten Blatte ähnlich sieht, so entsteht bei weiterer Ausbildung der aus den Zellen *I*, *II*, *III* hervorsprossenden seitlichen Blätter der Schein, als ob diese verschiedenen Glieder zusammen einen Quirl bildeten; die Knospe des Seitensprosses kommt dabei s c h e i n b a r in die Mitte dieses Scheinquirls zu stehen (Fig. 196 *A*). — Vergleicht man nun die aus der keimenden Spore hervortretenden Gebilde mit den Zweigvorkeimen, so findet man mit Pringsheim eine vollständige Analogie der einzelnen Theile, welche der Leser durch die gleichen Buchstaben in Fig. 191 u. Fig. 196 angedeutet findet; der Vorkeim der Spore hat aber noch einen kleinen Knoten an der Sporenöffnung, aus welchem ein Rhizoid, die sogenannte Hauptwurzel der Charen, entspringt (Fig. 191 *w'*).

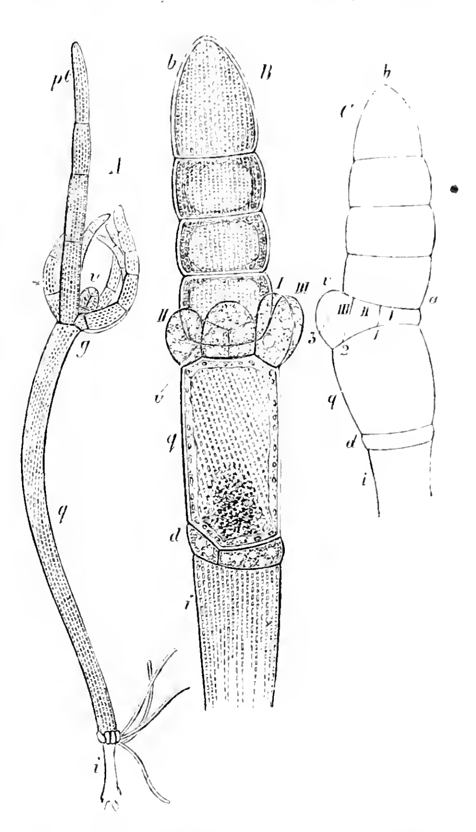



Fig. 196. Ch. fragilis: *A* ein ganzer Zweigvorkeim, *i* das unterste blasse Glied unter dem Wurzelknoten; *q* das lange, aus der Mittelzelle des Knospengrundes entstandene Glied; *pt* die Vorkeimspitze; bei *g* der Scheinquirl der Blätter, *v* die Knospe der zweiten Generation der Laubpflanze; *B* oberer Theil eines jüngeren Zweigvorkeims: *i*, *d*, *q* wie vorhin, *b* = *pt* des Vorigen; *I*, *II*, *III* die jungen Blättchen der Uebergangsknoten, *v* die Knospe des Laubstammes; *C* noch jüngerer Zweigvorkeim: *i*, *d*, *q*, *b* wie bei *B* und *A*; *I*, *II*, *III* die Zellen, aus denen die Uebergangsknoten entstehen: *v* die Scheitelzelle der Stammknospe (nach Pringsheim, *B* ist 170mal vergr.).

Die A n t h e r i d i e n und C a r p o g o n i e n stehen jederzeit auf den Blättern: die Antheridien sind immer das metamorphosirte Endglied eines Blattes oder Seitenblättchens, die Carpogonien entspringen bei den monöcischen Arten dicht neben ihnen aus dem Basilarknoten des betreffenden Blättchens (Chara) oder aus dem letzten Knoten des mit einem terminalen Antheridium gekrönten Hauptstrahls (Nitella), die Carpogonien stehen daher bei den monöcischen Nitellen unter, bei den Charen über oder neben dem Antheridium. Bei diöcischen Arten fallen zwar diese nachbarlichen Beziehungen weg, aber die morphologische Bedeu-

tung und Stellung bleibt dieselbe. Wir betrachten beiderlei Organe zunächst im entwickelten Zustand.

Die Antheridien sind kugelig, von $^1/_2$—1 Millim. Durchmesser, anfangs grün, dann roth gefärbt. Die Wandung besteht aus acht flachen Zellen, von denen vier, um den freien Pol der Kugel gelagert, dreieckig sind, während die vier um die Basis gelagerten viereckig, abwärts verschmälert sind; jede dieser Zellen stellt ein Stück der Kugelschale dar; sie werden als Schilder bezeichnet; im unreifen Zustand ist die innere Wandung derselben mit grünen Chlorophyllkörnern bedeckt, die bei der Reife sich roth färben; da die äusseren Wände frei davon sind, so erscheint der Umfang der Kugel hell, durchsichtig (Fig. 197 *A*); von den Seitenwänden aus dringen mehrere Einfaltungen der Zellhaut gegen die Mitte jedes Schildes ein, wodurch dieses strahlig gelappt erscheint. Von der Mitte der Innenwand jedes Schildes ragt eine cylindrische Zelle nach innen, beinahe bis zum Mittelpunct der Hohlkugel, dies sind die sogen. Griffe oder Manubrien; zwischen den vier unteren Schildern drängt sich auch die flaschenförmige Trägerzelle des Antheridiums nach innen; am centralen Ende jedes der acht Manubrien sitzt eine rundliche, hyaline Zelle, das Köpfchen; diese 25 Zellen bilden das Gerüste des Antheridiums. — Jedes Köpfchen trägt (im Mittel) sechs kleinere Zellen (secundäre Köpfchen), aus deren jeder (im Mittel) vier lange peitschenförmige dünne Fäden hervorwachsen, welche vielfach gewunden, den Innenraum des Antheridiums ausfüllen (Fig. 198 *B*). Jeder dieser Fäden (deren Zahl also ungefähr 200 beträgt) besteht selbst wieder aus einer Reihe kleiner scheibenförmiger Glieder (*D*, *E*, *F*), deren Zahl auf 100—200 steigt. In jeder dieser 20,000—40,000 Zellen entsteht ein Spermatozoid; ein dünner, hinten verdickter, schraubig gewundener Faden, der an seinem spitzen Ende zwei lange, feine Cilien trägt (Fig. 198 *G*). Bei völliger Reife fallen die acht Schilder aus einander, indem sich ihre sphärische Krümmung vermindert; die Spermatozoiden verlassen ihre Mutterzellen und schwärmen im Wasser umher; das Aufbrechen scheint gewöhnlich Morgens zu geschehen, die Spermatozoiden schwärmen einige Stunden, auch bis zum Abend.

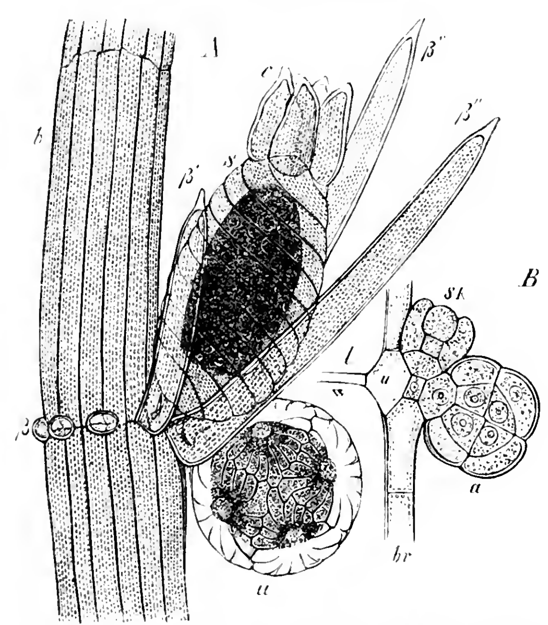



Fig. 197. *Chara fragilis*: *A* mittlerer Theil eines Blattes *b* mit einem Antheridium *a* und einem Carpogon *S*, *c* dessen Krönchen; *β* sterile Seitenblättchen, *β'* grössere Seitenstrahlen neben der Frucht, *β''* die Bracteolen, aus dem Basilarknoten der Geschlechtsorgane entspringend (etwa 50mal vergr.). *B* ein junges Antheridium *a* mit einer noch jüngeren Sporenknospe *sk*; *w* die Knotenzelle des Blattes, *u* die Verbindungsstelle zwischen jener und dem Basilarknoten des Antheridiums; *l* Lumen des Blattinternodiums; *br* Berindungszellen des Blattes (350). Vergl. Fig. 201.

Das erwachsene, zur Befruchtung reife Carpogon ist mehr oder minder lang ellipsoidisch; es sitzt auf einer kurzen, nur bei Nitella äusserlich sichtbaren Stielzelle und besteht aus einer axilen Zellreihe, die von fünf schraubig gewundenen Hüllschläuchen dicht umgeben ist. Das Ganze muss als ein metamorphosirter Spross betrachtet werden. Die Stielzelle entspricht dem untersten Internodium eines solchen, sie trägt eine kurze Knotenzelle, aus welcher die Hüllschläuche als Blattquirl entspringen. Ueber der Knotenzelle erhebt sich die eigenthümlich ausgebildete Scheitelzelle des Sprosses; sie ist im Verhältniss zu den anderen Theilen sehr gross und eiförmig. An ihrer Basis, unmittelbar über der Knotenzelle

wird frühzeitig bei Chara eine niedrige, hyaline Zelle abgetrennt, an ihrer Stelle findet sich bei Nitella eine ungefähr scheibenförmige Gruppe solcher Zellen, die von Braun als Wendungszellen bezeichnet worden sind, und die ich für einen sehr rudimentären Trichophor halte. Die grosse Scheitelzelle des Carpogons ist neben Protoplasma mit vielen Oeltropfen und Stärkekörnern erfüllt, nur ihre Scheitelregion (die Scheitelpapille) enthält reines hyalines Protoplasma. — Die chlorophyllreichen Hüllschläuche ragen über die Scheitelpapille empor und tragen das Krönchen, welches bei Chara aus fünf grosseren, bei Nitella aus fünf Paaren kleiner Zellen besteht, die schon in früher Jugend von den Hüllschläuchen durch Querwände abgesondert worden sind. Ueber der Scheitelpapille und unterhalb des einen dichten Deckel darstellenden Krönchens bilden die fünf Hüllschläuche den Hals, der einen engen Hohlraum, den Scheitelraum, umgiebt; er ist oberhalb der Papille umgekehrt konisch,

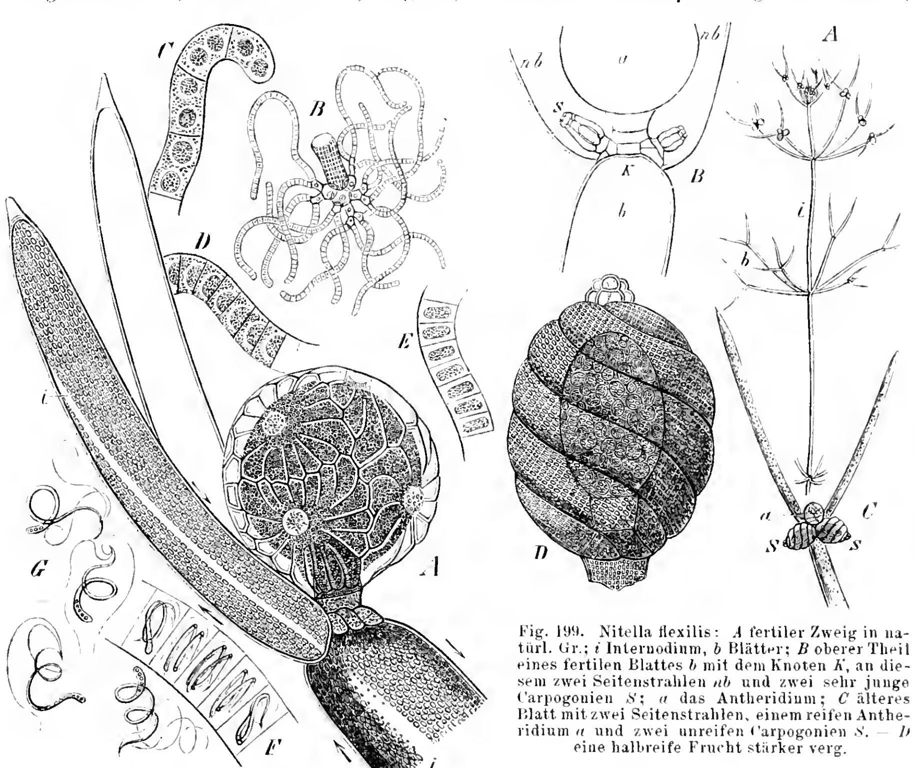



Fig. 199. Nitella flexilis: *A* fertiler Zweig in natürl. Gr.; *i* Internodium, *b* Blätter; *B* oberer Theil eines fertilen Blattes *b* mit dem Knoten *K*, an diesem zwei Seitenstrahlen *nb* und zwei sehr junge Carpogonien *S*; *a* das Antheridium; *C* älteres Blatt mit zwei Seitenstrahlen, einem reifen Antheridium *a* und zwei unreifen Carpogonien *S*. — *D* eine halbreife Frucht stärker verg.

Fig. 198. Nitella flexilis; *A* fast reifes Antheridium am Ende des Hauptstrahles, neben ihm zwei Seitenstrahlen des Blattes, *i* Interferenzstreifen; Pfeile bedeuten die Stromrichtung des Protoplasma. — *B* ein Manubrium mit seinem Köpfchen und den peitschenförmigen Fäden, in denen die Spermatozoiden entstehen, *C* Ende eines solchen jungen Fadens; *D* mittlerer Theil eines älteren; *E* noch älter; *F* reifer Antheridienfaden mit Spermatozoiden *G*. (*C*–*G* 550 vergr.).

verengt sich aufwärts, indem die fünf Halstheile nach innen vorragen, eine Art Diaphragma bilden, durch dessen centrale sehr enge Oeffnung die Verbindung mit dem oberen geräumigen Theil des Scheitelraums hergestellt wird; dieser ist oben durch das Krönchen verschlossen, aber zur Zeit der Befruchtung durch fünf Spalten zwischen den fünf Halstheilen der Schläuche seitlich nach aussen geöffnet; durch diese Spalten treten die Spermatozoiden in den mit hyalinem Schleim erfüllten Scheitelraum, um von dort aus in die (wahrscheinlich hautlose) Scheitelpapille (der Eizelle des Carpogoniums) einzudringen. — Nach der Befruchtung werden die Chlorophyllkörner der Hülle röthlichgelb; die der Eizelle anliegende Wand der Schläuche verdickt sich, sie verholzt und färbt sich schwarz; so wird die nun zur Carpospore umge-

wandelte Eizelle von einer harten, schwarzen Schale umgeben, mit welcher sie abfällt, um im nächsten Herbst oder nach dem Winter zu keimen.

*Von den entwickelungsgeschichtlichen Verhältnissen hebe ich hier noch die der Antheridien und Sporenknospen hervor.*

Antheridien. Die Zellenfolge bei ihrer Entstehung wurde schon von A. Braun an Nitella syncarpa und Chara Baueri erschöpfend beschrieben; sie stimmt mit der von Nitella flexilis und Chara fragilis überein. — Bei Nitella wird das Endglied des Blattes (Hauptstrahl eines Quirls) zum Antheridium; das älteste Blatt eines Quirls bildet sein Antheridium zuerst, die anderen folgen ihrem Alter nach; die Antheridien werden schon in frühester Jugend des Blattquirls kenntlich. — Fig. 200 *A* zeigt den Längsschnitt durch die Spitze eines Zweiges, dessen Scheitelzelle *t* ist; das zuletzt gebildete Segment derselben hat sich schon durch eine Querwand getheilt in eine Knotenmutterzelle *K* und eine unter ihr liegende Internodialzelle; unter dieser liegt der Stammknoten mit dem letzten Blattquirl; *b* ist sein jüngstes Blatt, *bK* der Basilarknoten des ältesten, welches bereits aus den Segmenten *I*, *II*, *III* besteht; *a* ist das zum Antheridium sich umbildende Endglied dieses Blattes. Während die Antheridiumkugel sich aufbaut, erfährt auch das Blatt noch weitere Veränderung, die wir zuerst betrachten wollen. Das Segment *III* (Fig. 200 *A*) wird zum ersten Internodium des Blattes, *II* zu einem Knoten, der die Seitenblättchen *nb* in *C* und *D* entwickelt. Die Zelle *I* theilt sich in zwei (*C* bei *I*), deren untere kurz bleibt, während die obere zur flaschenförmigen Zelle *f* in Fig. 200 *D* und Fig. 201 auswächst.

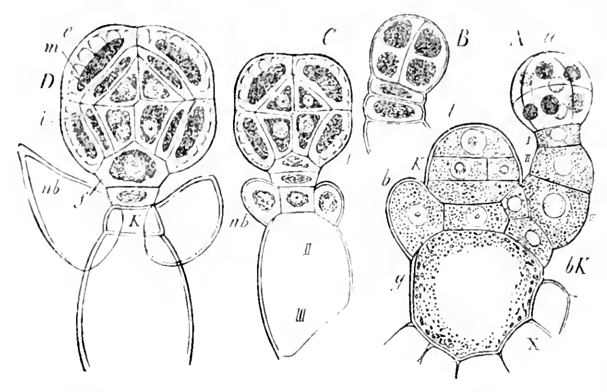



Fig. 200. Nitella flexilis, Entwickelung der Antheridien. Bei *B*, *C*, *D* ist das Protoplasma durch Einwirkung von Glycerin contrahirt.

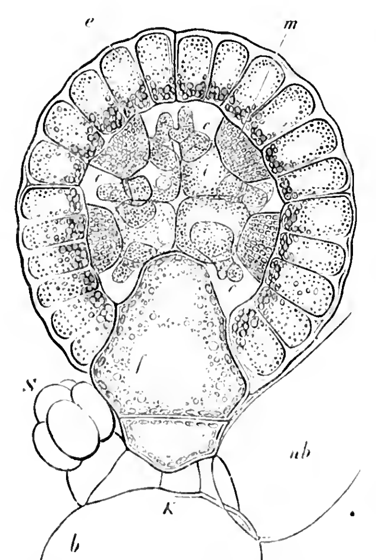



Fig. 201. Weiter entwickeltes Antheridium von Nitella flexilis (etwa 500mal vergr.).

Die kugelige Mutterzelle des Antheridiums (*A*, *a*) theilt sich zuerst durch eine zum Mutterspross radial gestellte, senkrechte Wand in zwei Halbkugeln; durch auf der vorigen rechtwinkelige, senkrechte Wände werden diese in 4 Quadranten zerlegt; in jedem der letzteren erfolgt (gleichzeitig in allen vieren) eine dritte Theilung horizontal und rechtwinkelig auf den beiden vorigen Wänden; das Antheridium besteht nun aus 4 oberen und 4 unteren Kugeloctanten. Contraction durch Glycerin zeigt deutlich, dass bei jeder dieser Theilungen vor dem Erscheinen der Cellulosewand der Protoplasmakörper schon völlig getheilt ist (Fig. 200 *B*); selbst die zweite Theilung erfolgt, bevor die Wand zwischen den beiden zuerst entstandenen Hälften da ist; es gelingt die vier Quadranten sich contrahiren zu lassen, ohne dass zwischen ihnen eine Wand sichtbar wird; in Fig. 200 *B* ist soeben die dritte Theilung erfolgt, die zweite senkrechte Wand ist schon gebildet, die beiden hier sichtbaren Quadranten sind bereits getheilt,

es ist aber noch keine horizontale Wand entstanden. Fig. 200 *A*, *a* zeigt die 8 Octanten sammt ihren Kernen perspectivisch. — Jeder Octant wird nun zunächst in eine äussere und in eine innere Zelle zerlegt (Fig. 200 *C*); die letztere wird nochmals in allen 8 Octanten getheilt (*D*), so dass nun jeder Octant aus einer äusseren, mittleren, inneren Zelle besteht (*D*, *e*, *m*, *i*). — Bis hierher bleibt die Kugel solid, alle Zellen schliessen dicht zusammen; nun aber beginnt ein ungleichförmiges Wachsthum und mit diesem die Bildung von Intercellularräumen (Fig. 201). Die 8 äusseren Zellen (*e*) sind die jungen Schilder, deren Seitenwände die erwähnte radiale Einfaltung schon früher zeigen; sie wachsen stärker in tangentialer Richtung als die inneren Zellen, die Kugeloberfläche vergrössert sich rascher als der Inhalt; die mittleren Zellen (*m*), welche die Manubrien bilden, bleiben den Schildern in deren Mitte angewachsen, werden aber durch das tangentiale Wachsthum der Seitentheile der Schilder von einander getrennt; sie wachsen langsam in radialer Richtung; die innerste Zelle jedes Octanten rundet sich ab und wird zum Köpfchen.

Auch die Zelle *f* in Fig. 200 *D* wächst nun rasch heran und drängt sich zwischen den unteren 4 Schildern ins Innere der Kugel, sie wird zur flaschenförmigen Zelle, auf deren Scheitel die 8 Köpfchen ruhen. Fig. 201 zeigt diesen Zustand des Antheridiums im optischen Längsschnitt; wo die Wände der Köpfchenzellen an die nun entstandenen, mit Flüssigkeit erfüllten Intercellularräume angrenzen, treiben sie Zweige (*c*), welche sich durch Querwände abgliedern und abermals verzweigen; diese Zweige verlängern sich durch Spitzenwachsthum und werden durch zahlreiche Querwände getheilt. Die untersten Glieder derselben schwellen rundlich an und bilden die secundären Köpfchen, auf denen die cylindrischen Fäden stehen, deren scheibenförmige Glieder die Mutterzellen der Spermatozoiden sind (vergl. Fig 201 mit Fig. 198 *B*).

Die Antheridien von Chara fragilis entstehen durch Metamorphose derjenigen Seitenstrahlen, welche die innerste Reihe an einem Blatte (Hauptstrahl) bilden und zwar schreitet, wie Fig. 203 zeigt, die Entwickelung an diesem abwärts fort. Die Zellenfolge und das Wachsthum zeigen von denen der Nitellen keine nennenswerthen Abweichungen; die flaschenförmige Trägerzelle sitzt hier auf einer kleinen, zwischen die Rindenzellen eingekeilten Zelle, der Centralzelle des Basilarknotens des Seitenstrahls, die nach Braun auch bei sterilen Blättern vorkommt, wo ich sie indessen nicht fand.

S p e r m a t o z o i d e n. Die peitschenförmigen Fäden, in denen die Spermatozoiden entstehen, wachsen nicht blos an ihrer Spitze, sondern auch intercalar, dies zeigen die verlängerten Glieder (inmitten junger Fäden), mit je zwei Kernen, zwischen denen noch keine Theilungswand entstanden ist (Fig. 198 *C*): je länger die Fäden werden, desto häufiger werden ihre Theilungen, bis die einzelnen Glieder endlich als ziemlich schmale Querscheiben erscheinen. Die weitere Umbildung des Inhalts dieser Mutterzellen der Spermatozoiden läuft von dem Fadenende aus rückwärts; die Spermatozoiden entstehen in basipetaler Ordnung in jedem Faden. Anfangs liegt der Kern jeder Mutterzelle in deren Mitte, später legt er sich an die eine Querwand; sodann verschwinden die Kerne, ihre Substanz mischt sich mit der des Protoplasma, welches nun einen centralen, scheibenförmigen Klumpen in der Mutterzelle bildet, umgeben von einer hyalinen Flüssigkeit (*E* Fig. 198); aus ihm bildet sich das Spermatozoid, neben welchem, wenn es fertig ist, kein körniges Protoplasma mehr zu finden ist (vergl. die entgegengesetzte Ansicht Schacht's: die Spermatozoiden im Pflanzenreich, 1864, p. 30). Die Spermatozoiden beginnen schon in ihrer Zelle zu rotiren, um dann nach dem Zerfallen des Antheridiums aus ihnen zu entweichen: der fadenförmige Körper zeigt bei Nitella 2—3, bei Chara 3—4 Windungen; das hintere dickere Ende enthält einige glänzende Körnchen.

Auch die E n t w i c k e l u n g d e s C a r p o g o n s wurde schon von A. Braun ausführlich beschrieben; ich habe sie ebenfalls an Nitella flexilis und Chara fragilis studirt. Bei Nitella flexilis entspringt das Carpogon aus dem Blattknoten unter dem Antheridium (Fig. 199 *B* und *C*), sie wird viel später angelegt als dieses. Fig. 202 *A* zeigt ein sehr junges Carpogon, dessen Trägerzelle *b* die kleinere Knotenzelle mit den fünf Hüllschlauchanlagen *h*

von denen hier nur 2 im Längsschnitt zu sehen sind) trägt; über der Knotenzelle liegt die Scheitelzelle *s* des Sprosses, als welcher das Carpogon zu deuten ist; *B* zeigt eine weitere Entwickelungsstufe, wo bereits die erste der von A. Braun als Wendungsszelle *x* bezeichneten Zellen aufgetreten ist, auch sind am oberen Theil jedes Hüllschlauches zwei Querwände aufgetreten; diese oberen kurzen Zellen werden durch das intercalare Wachsthum der Schläuche über die Scheitelzelle emporgehoben und bilden das Krönchen *K* in *C* und *D*. — Die unteren der beiden niederen oberen Zellen bildet je einen nach innen und unten vorragenden Fortsatz, wie Fig. *C* und *D* zeigt, so dass alle fünf zusammen eine nach unten offene Reuse darstellen. Erst später beginnt die schraubige Drehung der Hüllschläuche, deren Windungen immer niedriger werden, während die Scheitelzelle des Sprosses nun an Umfang beträchtlich zunimmt und sich zur befruchtungsfähigen Zelle des Carpogons ausbildet (Fig. 199). Die Entwickelung und Befruchtung des Carpogons der Gattung Chara ist kürzlich von De Bary (bei Ch. foetida) ausführlich beschrieben worden. Auch hier besteht es von frühen Entwickelungsstadien an aus einer axilen dreigliedrigen Zellreihe und fünf um diese eine Hülle bildenden zweigliedrigen. Die unterste Zelle der axilen Reihe ist die Knotenzelle; die zweite bleibt auch hier klein, farblos, und entspricht den Wendungszellen bei Nitella, sie wird, wie De Bary's Abbildungen zeigen, auch hier durch eine etwas schiefe Querwand an der Basis der Scheitelzelle der nun dritten der axilen Reihe abgetrennt. Anfangs fast halbkugelig wächst die Scheitelzelle zuerst zu der Form eines schmalen Cylinders heran, dann wird sie eiförmig; sie ist bis zur Erreichung ihrer definitiven Grösse mit sehr zarter, dünner Membran versehen; in ihrem Protoplasma häufen sich Fetttropfen und Stärkekörner an, nur ihr Scheitel bleibt frei, er stellt eine durchscheinende, fein granulirte Endpapille, den Empfängnissfleck, dar, und so constituirt sich die Scheitelzelle des Carpogons zur Eizelle. — Die fünf Hüllschläuche sind der Scheitelzelle von anfang an dicht angeschmiegt, nachdem sich eine jede durch eine Querwand, ungefähr in mittlerer Höhe, getheilt hat, treten die oberen der hierdurch abgetrennten Zellen auch oberhalb der Scheitelzelle in lückenlose Verbindung. Dieser ringsum ununterbrochene Schluss der Hülle wird, wenigstens bei Chara foetida, hergestellt, bevor die Wendungszelle von der Eizelle sich abtrennt. — Die fünf oberen Zellen der Hülle sind zuerst den fünf unteren gleich hoch, und die sie trennenden Querwände liegen etwa in der halben Höhe der Eizelle; in dem Maasse als nun letztere wächst, strecken sich die fünf unteren zu langen Schläuchen, die anfangs gerade, später sich schraubig um die Eizelle winden. Die fünf oberen bilden das Krönchen, welches eine Strecke weit über den Scheitel der Eizelle emporgehoben wird. Zwischen dem Krönchen und dem Scheitel der Eizelle wachsen die Hüllschläuche nach innen und in die Breite, so dass sie zusammen über der Scheitelpapille der Eizelle ein dickes, nur in der Mitte offenes Diaphragma bilden, durch welches ein enger unter dem Krönchen liegender und ein noch engerer über der Eizelle liegender Raum getrennt wird. Die Zellen des Krönchens bilden über dem oberen Raume eine geschlossene Decke, der obere und untere Raum stehen durch die enge Oeffnung im Diaphragma in Verbindung. Aehnliches findet De Bary auch bei Nitella. — Sobald das Carpogon seine definitive Grösse erreicht, wird der kleine Raum über dem

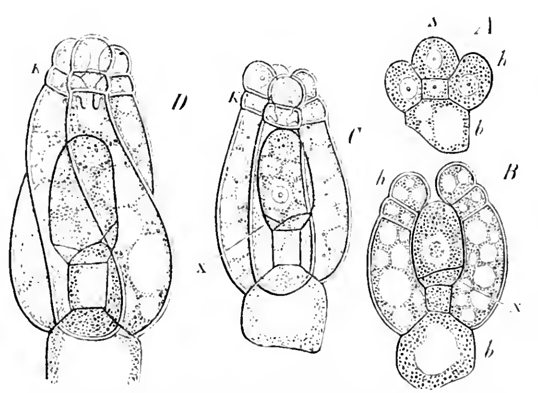


Fig. 202. Entwickelung der Sporenknospe von Nitella flexilis (s. den Text) etwa 300mal vergr. *x* die Wendungszellen.

Diaphragma erhöht und geräumiger, indem die Schläuche zwischen letzteren und dem Krönchen sich verlängern, dieses erst später zuwachsende Stück der Hülle nennt De Bary den Hals; an diesem weichen nun die fünf Schläuche seitlich aus einander, unterhalb des Krönchens und oberhalb des Diaphragma fünf Spalten bildend. Durch diese letzteren dringen nun die Spermatozoiden zahlreich in den Scheitelraum ein, der von einem hyalinen Schleim erfüllt ist; dass eines oder einige von hier aus in die Eizelle selbst gelangen, ist um so weniger zweifelhaft, als die Papille derselben um diese Zeit von einer sehr erweichten oder gar keiner Zellhaut bekleidet ist, wie das Hervortreten des Inhalts in den Scheitelraum bei leichtem Drucke zeigt.

A. Braun's Beschreibung des morphologischen Orts des Carpogons von Chara wird durch unsere Fig. 203 *A* vollkommen bestätigt. Zur Orientirung sei vorher gesagt, dass diese das untere Stück eines jungen, fertilen Blattes von Chara fragilis nebst dem angrenzenden Stengelstück und einer Axillarknospe im Längsschnitt darstellt; *m* ist die halbe Knotenzelle des Stammes, *i* das obere, *i'* das untere Internodium desselben; *sr* ein absteigender Rindenlappen, *y* ein aufsteigender; *sr'* der von unserem Blatt absteigende Rindenlappen des unteren Internodiums, *rK* ein Knoten desselben; *i''* ist das erste Internodium der Axillarknospe, welches auf der Zelle *n* ruht, die den Stammknoten *m* mit dem Basilarknoten des Blattes verbindet. — Das Blatt zeigt uns seine drei unteren Internodien *z*, *z*, *z*, diese noch ziemlich kurz, sie erreichen die 6—8fache Länge; dazwischen die Blattknotenzellen *w*, *w*; *v*, *v* sind die Verbindungszellen des Blattknotens mit dem Basilarknoten des Blättchens *β*, auf der Rückseite des Blattes; *a* die entsprechenden Zellen auf der Innenseite des Blattes; *br* die Rindenlappen des Blattes, deren von jedem Blättchen (*β*) zwei aufwärts und zwei abwärts gehen; das unterste Internodium des Blattes wird jedoch nur von absteigenden Lappen berindet, neben einem derselben steht die Stipula *s*. — *x x* sind die absteigenden Rindenlappen der Blattindernodien auf deren Innenseite, wo die Blättchen in Antheridien *a*, *a* umgewandelt sind; die aufsteigenden Rindenlappen des Blattes fehlen hier, weil aus dem Basilarknoten des Blättchens je ein Carpogon entspringt (vergl. hiermit Fig. 197 *A* u. *B*. Bezüglich der Entstehung des Carpogons sagt nun Braun (l. c. p. 69), wie der Zweig aus dem Basilarknoten des Blattes, so entspringt dieses aus dem Basilarknoten eines Blättchens (bei Ch. fragilis eines Antheridiums, welches an Stelle eines Blättchens steht); wie dem zweigtragenden Blatt der nach oben gehende Berindungslappen fehlt, so fehlen auch dem Blättchen, welches das Car-

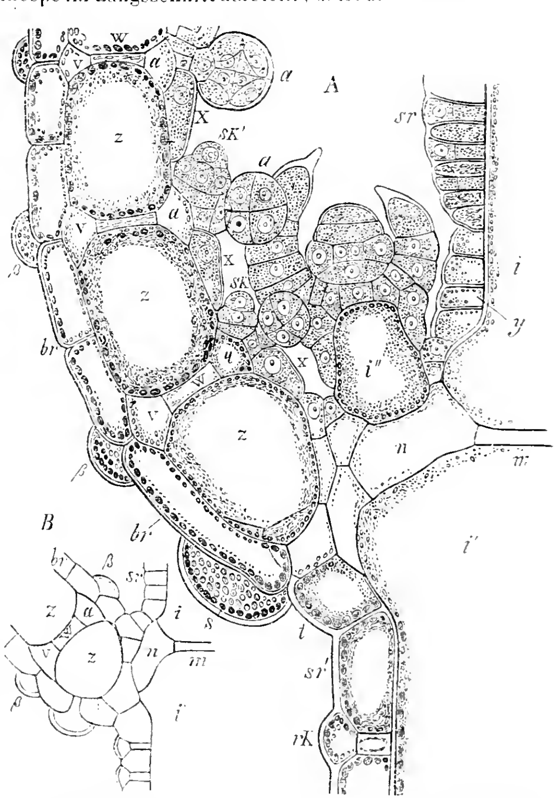


Fig. 203. Chara fragilis; *A* unterer Theil eines fertilen Blattes, aus dessen Axel ein Seitenspross entsteht (s. den Text); *B* unterer Theil eines sterilen Blattes ohne Axelsprosse. Im Längsschnitt.

pogon trägt, die nach oben sich erstreckenden Berindungszellen; wie es das erste Blatt des Quirls am Stengel ist, das einen Zweig in der Axel erzeugt, so ist es auch das erste (innere) Blättchen des Quirls am Blatt, an welches die Entstehung des Carpogons geknüpft ist. Der Basilarknoten des Antheridiums bei Ch. fragilis hat nach A. Braun nicht blos 4 peripherische Zellen, wie bei sterilen Blättchen, sondern 5; eine obere unpaare, welche zuerst entsteht; 2 seitliche, die nachfolgen; und 2 zuletzt entstehende untere. Von diesen 5 Zellen bilden sich nur die 2 unteren zu Berindungszellen (der Blätter) aus, die obere den sterilen Basilarknoten fehlende ist die Mutterzelle des Carpogons; die 2 seitlichen aber bilden sich zu Blättchen aus, welche seitlich zwischen Antheridium und Carpogon stehen (vergl. 197 $\beta''$); letztere bezeichnet Braun als Bracteolen. Die Mutterzelle des Carpogons wächst nun aus der Axel des Antheridiums hervor und theilt sich durch eine Querwand in eine obere, äussere Gipfelzelle und in ein Segment, welches seinerseits durch eine der vorigen parallele Wand in 2 Scheiben zerfällt (*sK* in Fig. 203 *A*); die untere theilt sich nicht weiter, sie stellt den verborgenen Stiel des Carpogons dar und entspricht dem ersten Internodium eines Zweiges, die obere aber hat die Natur einer Knotenzelle, sie theilt sich durch tangentiale Wände in einen Kranz von 5 äusseren und in eine innere Zelle (*SK'*); jene sind die Anfänge der Hüllschläuche, ihrer Entstehung nach also Blätter.

---

Die Characeen sind durch die Grösse ihrer Zellen und durch die einfachen Beziehungen der einzelnen Zelle zum Aufbau des ganzen Körpers ausgezeichnet. Alle jungen Zellen enthalten Kerne, die anfangs immer im Centrum des die ganze Zelle erfüllenden Protoplasma liegen, jeder Zweitheilung der Zellen geht die Auflösung des Kerns und die Neubildung zweier Kerne voraus. Mit dem Wachsthum der Zellen bilden sich im Protoplasma Vacuolen, die endlich in eine einzige grosse (den Saftraum) zusammenfliessen; das nun die Wandung als dicker Beleg auskleidende Protoplasma beginnt jetzt seine rotirende Bewegung, die immer dem längsten Weg in der Zelle folgt; der Zellkern löst sich um diese Zeit auf, während Chlorophyllkörner sich bilden. Mit dem Wachsthum der ganzen Zelle wachsen auch diese und vermehren sich durch wiederholte Zweitheilung. Die Chlorophyllkörner kleben an der Innenseite der äussersten, dünnen, ruhenden Protoplasmaschicht, sie nehmen keinen Theil an der Rotation der weiter innen liegenden Protoplasmaschichten. Das rotirende Protoplasma differenzirt sich mit zunehmendem Wachsthum der Zelle in eine sehr wasserreiche und in wasserarmere dichtere Portionen; jene erscheint wie hyaliner Zellsaft, in welchem diese in Form rundlicher, kleiner und grosser Klumpen schwimmen. Indem diese dichteren Körper von dem rotirenden wasserhellen Protoplasma passiv mit fortgeschweift werden, was man an ihren sich überstürzenden Bewegungen erkennt, entsteht der Schein, als ob der Zellsaft die rotirende Bewegung ausführte. Neben den dichteren Protoplasmaklumpen von mehr unregelmässiger Form finden sich auch viel kugelige, die mit zarten Stacheln besetzt sind und Wimperkörperchen genannt werden; auch sie bestehen aus Protoplasma. Die Strömung ist, wie Nägeli zeigt, nächst der ruhenden Wandschicht am schnellsten und wird nach innen immer langsamer, daher überstürzen sich die Kugeln und Ballen, welche in dem dünnen rotirenden Protoplasma schwimmen, weil sie mit verschiedenen Stellen ihrer Oberfläche in Schichten von verschiedener Geschwindigkeit eintauchen. Die Chlorophyllkörner sind der Stromrichtung entsprechend an der ruhenden Schicht in Längsreihen geordnet und so dicht gelagert, dass sie eine Schicht bilden; nur an den sogen. Interferenzstreifen (*i* in Fig. 198) fehlen sie; diese Interferenzstreifen bezeichnen die Linie, wo der auf- und der absteigende Theil des rotirenden Protoplasma einer Zelle neben einander in entgegengesetzter Richtung hinlaufen, wo also Ruhe herrscht. Die Richtung der rotirenden Bewegung in jeder Zelle steht in gesetzmässiger Beziehung zu derjenigen aller übrigen Zellen der Pflanze und somit zum morphologischen Aufbau derselben, wie A. Braun gezeigt hat.

---

## Chlorophyllfreie Carposporeen oder ächte Pilze.

In diese zweite Hauptgruppe der Klasse der Carposporeen gehören alle diejenigen Pflanzen, deren Fruchtträger seit alter Zeit unter den Namen der Pilze oder Schwämme bekannt sind; es sind die jetzt unter den Namen der Ascomyceten, Aecidien und Basidiomyceten bekannten Pilzgruppen. Zwar ist die geschlechtliche Fortpflanzung unter der ausserordentlich grossen Zahl von Formen, die sich hier vorfinden, nur erst bei wenigen Gattungen wirklich beobachtet, die noch dazu nur einer Abtheilung, den Ascomyceten, angehören; bei den Basidiomyceten sind erst Andeutungen der geschlechtlichen Fortpflanzung bekannt, und bei den Aecidiomyceten ist diese noch gar nicht beobachtet. Indessen ist es bis auf Weiteres erlaubt, auch in diesen Fällen nicht nur einen Sexualact überhaupt anzunehmen, sondern auch zu glauben, dass derselbe, wenigstens der Hauptsache nach mit dem der Ascomyceten übereinstimmt, wenigstens wird man durch den übereinstimmenden Gang der Entwickelung in allen drei Gruppen auf diese Annahme als auf die nächstliegende hingewiesen; wir finden uns hier in einer ähnlichen Lage, wie die Botaniker des vorigen Jahrhunderts, welche die Befruchtung der Phanerogamen nur an einigen wenigen Beispielen beobachtet hatten und dennoch nicht zögerten, aus der Aehnlichkeit der Blüthentheile und der daraus entstehenden Früchte durch einen Analogieschluss die Sexualität bei allen Phanerogamen vorauszusetzen.

Legen wir nun die bei den Ascomyceten, besonders durch die Bemühungen Tulane's, De Bary's und ihrer Schüler festgestellten Thatsachen unsern Betrachtungen zu Grunde, so ergiebt sich, dass der Entwickelungsgang der ächten Pilze in folgender Weise verläuft: aus den ächten Sporen (Fruchtsporen Carposporen) entwickelt sich ein gewöhnlich aus vielfach verzweigten Zellreihen, Hyphen, bestehender Vegetationskörper, das sogenannte M y c e l i u m, welches auf der Oberfläche oder im Inneren des ernährenden Substrates hinkriecht, zuweilen nur von kurzer Lebensdauer ist, zuweilen aber auch, wie es scheint, Jahre lang fortvegetirt; in vielen Fällen ist dieses Mycelium im Stande ungeschlechtliche Fortpflanzungszellen zu erzeugen, die hier fast immer in Form von sogenannten Conidien auftreten und meist auf besonderen Zweigen des Myceliums, den Conidienträgern, in grosser Zahl durch Abschnürung entstehen. Diese Conidien entsprechen den gewöhnlichen Schwärmzellen der Algen und den Tetragonidien der Florideen; sie erzeugen durch Keimung wieder Mycelien. Sehr häufig pflanzt sich das Mycelium auf diesem ungeschlechtlichen Wege durch ungezählte Generationen fort, so dass bei sehr vielen Pilzen überhaupt nur dieser Entwickelungszustand bekannt ist; in allen Fällen aber, wo es bisher gelungen ist, die Entwickelungsgeschichte eines Pilzes lückenfrei zu verfolgen, da zeigt sich, dass das Mycelium unter günstigen Bedingungen endlich Geschlechtsorgane bildet, und dass aus der Befruchtung derselben jedesmal ein Gebilde hervorgeht, welches mit dem Mycelium keine Aehnlichkeit besitzt, ein Fruchtkörper, der, abgesehen von den allereinfachsten ächten Pilzen, einen massiven, aus sehr zahlreichen Hyphen zusammengesetzten Gewebekörper darstellt, dessen Form äusserst mannigfaltig ist. Diese Pilzfrüchte sind bei vielen Arten im Verhältniss zum Mycelium klein und erscheinen dann eben nur als Früchte desselben, in anderen Fällen aber wachsen sie lange Zeit kräftig fort, erreichen eine beträchtliche Grösse, indem sie sich selbständig ernähren, und erscheinen nun als selbständige Pflanzen, nach unserer Ausdrucksweise als eine zweite Wechselgeneration, welche dazu bestimmt ist, ächte Sporen, gewöhnlich in sehr grosser Zahl zu erzeugen, und diese im Fruchtkörper erzeugten Sporen (Carposporen) sind hier, wie bei den Algen durch ihre Form und sonstiges Verhalten, wenn auch nicht immer durch ihre Grösse von den ungeschlechtlich erzeugten Conidien des Myceliums meist auffallend verschieden. Erreicht die Pilzfrucht eine beträchtliche Grösse, so wird sie im gewöhnlichen Leben geradezu für den ganzen Pilz genommen, ähnlich wie ein Schachtelhalm oder ein Farnkraut gewöhnlich für die ganze Pflanze gehalten wird, zu deren Entwickelungskreis aber auch das unscheinbare Prothallium nothwendig gehört; wie dieses letztere ist auch das Mycelium der Pilze nur der erste Entwickelungsabschnitt, nach unserem Sprachgebrauch

die Geschlechtsgeneration, während der Fruchtkörper des Pilzes dem entwickelten Schachtelhalm oder Farnkraut entspricht; in solchen Fällen, wo die Pilzfrucht verhältnissmässig klein bleibt und bis zur Reife von dem Mycelium ernährt wird, tritt eine grössere habituelle Aehnlichkeit mit dem Verhalten der Moose hervor, deren geschlechtlich erzeugte Frucht ebenfalls von dem Vegetationskörper der ersten Generation ernährt wird.

Wie bei den Florideen, Characeen und Coleochaeten besteht die Pilzfrucht aus zweierlei wesentlich verschiedenen Dingen, nämlich einem sterilen Gewebe, welches hier aber, zumal bei grossen Pilzfrüchten die bei weitem grösste Masse darstellt, und zweitens aus einem fertilen Theil, welcher eher oder später Sporen erzeugt. In den einfacheren Fällen erscheint das sterile Gewebe blos als Hülle, welche den sporenbildenden Apparat einfach umschliesst, bei grösseren und complicirter gebauten Pilzen, wie Penicillium und Tuber ist dagegen das sterile Gewebe ein compacter Körper, in welchem die fertilen sporenerzeugenden Hyphen wie Parasiten hinwachsen, sich verzweigen und ernähren. Einen noch höheren Grad von Selbständigkeit erreicht das sterile Fruchtgewebe aber dann, wenn die in ihm enthaltenen fertilen Hyphen nicht sofort zur Sporenbildung übergehen, sondern eine Ruheperiode durchmachen; alsdann erscheint die Frucht als ein während Wochen oder Monaten ruhender Gewebekörper, der erst später unter günstigen Bedingungen sich weiter entwickelt, worauf die in ihm enthaltenen fertilen Fäden die Sporen erzeugen. Ein solcher im unreifen Zustand ruhender Fruchtkörper wird nach dem Vorgange Brefeld's, der diese Verhältnisse bei Penicillium genau erforschte, ein Sclerotium genannt.

Wenn der Fruchtkörper der Pilze zur Sporenbildung übergeht, so können die fertilen Fäden entweder bis in die Nähe der Oberfläche hervortreten und nun die Sporen an der Oberfläche bilden, alsdann heisst der Fruchtkörper gymnocarp, oder die fertilen Fäden erzeugen die Sporen ganz im Inneren der übrigen sterilen Gewebemasse, deren äussere Schicht dann häufig eine feste Rinde (die Peridie) darstellt, und in diesem Fall ist der Fruchtkörper angiocarp. Wenn sehr zahlreiche sporenbildende Fäden an einer Oberfläche des Fruchtkörpers eine zusammenhängende Schicht bilden, so wird diese ein Hymenium genannt; entsteht dagegen bei einem angiocarpen Fruchtkörper im Innern der Peridie eine besonders geformte Gewebemasse, in welcher sehr zahlreiche Sporen gebildet werden, so heisst diese der Kern oder die Gleba.

Die Sexualorgane, soweit sie bei den Ascomyceten bekannt sind, bestehen aus einem Carpogonium als dem weiblichen, und einem sogenannten Pollinodium (Antheridium) als dem männlichen Theil; beide sind zuweilen nur wenig an Grösse und Form von einander unterschieden, ja bei Gymnoascus einander völlig gleich; häufiger jedoch ist das Carpogonium grösser und mehrzellig, das Pollinodium ein dünner, zuweilen verzweigter Schlauch; in allen Fällen aber unterscheidet sich das Carpogonium von dem Pollinodium dadurch, dass aus ihm allein die fertilen Fäden entspringen, welche schliesslich die Sporen erzeugen, während dagegen das sterile Gewebe des Fruchtkörpers aus dem Träger des Carpogons hervorgeht, zuweilen auch aus anderen benachbarten Zellen entsteht.

Die Befruchtung selbst wird niemals durch Spermatozoiden bewirkt, sondern dadurch vermittelt, dass sich das Pollinodium entweder seiner ganzen Länge nach dem Carpogon dicht anschmiegt, oder nur mit seiner Spitze den vorderen Theil des Carpogons berührt; dieser letztere ist zuweilen zu einem engen Schlauch, ähnlich wie die Trichogyne der Nemalieen ausgezogen. In der Mehrzahl der beobachteten Fälle findet zwischen Pollinodium und Carpogon keine eigentliche Copulation mit direktem Austausch des Protoplasma statt, die beiden Organe bleiben vielmehr geschlossen, und der befruchtende Stoff scheint durch Diffusion aus dem Pollinodium in das Carpogonium überzutreten, ähnlich wie aus dem Pollenschlauch der Phanerogamen in den Embryosack. Gewöhnlich ist es nicht die vom Pollinodium unmittelbar berührte, sondern eine der Basis nähere Parthie des Carpogons, aus welcher später die fertilen Fäden des Fruchtkörpers entspringen, wodurch abermals eine Analogie mit der Fruchtbildung der Florideen hervorspringt.

In histologischer Beziehung können wir als das Element, aus welchem sich sowohl das Mycelium wie der Fruchtkörper der ächten Pilze aufbaut, die Hyphen betrachten; sie sind immer gegliederte, meist vielfach verzweigte, an den Spitzen fortwachsende Zellreihen; gewöhnlich sind sie sehr dünn und lang und in vielen Fällen gelingt es ganz ohne Weiteres auch in grossen Pilzkörpern, wie z. B. in den sogenannten Hutpilzen, die einzelnen Hyphen zur klaren Anschauung zu bringen; bei sehr vielen Fruchtkörpern dagegen entsteht das sterile Gewebe zwar auch aus Hyphen, indem aber die Glieder derselben bei geringer Länge stark im Umfang zunehmen und sich gegenseitig drücken, entsteht ein sogenanntes Pseudoparenchym, welches bei angiocarpen Pilzen (Tuberaceen, Gastromyceten) gewöhnlich in scharf geschiedene concentrische Schichten (Peridienhäute) sich differenzirt. Sehr häufig, doch nicht ausnahmslos, sind die Zellhäute und das Pseudoparenchym weder durch Jod allein noch durch Jod und Schwefelsäure blau zu färben; in manchen Fällen aber tritt diese Blaufärbung schon mit Jod allein auf. (Sporenschläuche der Flechten). — Wie das Chlorophyll, so fehlt auch die Stärke allen Pilzen, was um so auffallender ist, als chlorophyllfreie Phanerogamen Stärke enthalten.

Die Pilze sind immer auf organische Substrate angewiesen; viele wachsen in humöser oder sonst mit organischen Stoffen versehener Erde, andere sind ächte Schmarotzer auf und in Pflanzen und Thieren; der Parasitismus kann die verschiedensten Formen annehmen, unter welchen der der Flechtenpilze, wie wir sehen werden, wohl der merkwürdigste sein dürfte. Während das Mycelium gewöhnlich in dem ernährenden Substrat sich verbirgt und oft von diesem kaum zu trennen ist, treten dagegen die Fruchtkörper gern frei zu Tage.

Indem ich auf eine eigentlich systematische Darstellung der zahllosen Pilzformen verzichte, werde ich im Folgenden nur die drei genannten Hauptgruppen als solche zu characterisiren suchen und zwar auch hier durch ausführliche Einzelbeschreibung solcher Formen, welche von zuverlässigen Beobachtern genau beschrieben worden sind, wobei ich ausschliesslich die wichtigeren Züge der Entwickelungsgeschichte im Auge behalte.

## A. Die Ascomyceten.

Im Fruchtkörper derselben entstehen aus den Zweigenden der fertilen (ascogenen) Fäden keulenförmige oder kugelige Schläuche, aus deren Protoplasma durch freie Zellbildung mehrere Sporen (Ascosporen) erzeugt werden; häufig sind die Ascosporen in bestimmter Zahl in einem Schlauch und dann meist zu acht oder vier vorhanden. Sie sind immer mit einer festen, cuticularisirten Haut, dem Exosporium, überzogen, welches gewöhnlich mit Buckeln, Leisten, Stacheln besetzt ist; eine innere Hautschicht der Ascospore bildet bei der Keimung, indem sie das Exosporium zersprengt, den Keimschlauch oder gleichzeitig deren mehrere, woraus das Mycelium hervorgeht. Das Mycelium erzeugt in vielen Fällen Conidienträger, an denen die Conidien durch Abschnürung entstehen. Die Conidien haben gewöhnlich eine glatte Oberfläche und eine nur dünne Cuticula; sie fehlen bei manchen Gattungen gänzlich, während sie bei nahe verwandten vorkommen (z. B. Penicillium mit, Tuber ohne Conidien). Ausser den Conidienträgern findet man neben den Fruchtkörpern oder auf diesen selbst nicht selten noch besondere Behälter, in welchen grössere oder kleinere Conidien (Stilosporen in Pycniden, Spermatien in Spermogonien) erzeugt werden, und welche man seit den in der Pilzkunde bahnbrechenden Arbeiten Tulasne's für verschiedene ungeschlechtliche Fortpflanzungszellen derselben Ascomyceten gehalten hat; allein seit De Bary in verschiedenen Fällen gezeigt hat, dass manche Pycniden zu anderen, auf jenen parasitisch lebenden Pilzformen gehören, ist man zu der Annahme berechtigt, dass auch die sogenannten Spermogonien eigene Pilzarten

darstellen, und diese Annahme hat um so mehr für sich, als dadurch der Lehre vom Pleomorphismus ihre letzte Stütze entzogen wird.

1) Zu den einfachsten Ascomyceten gehört **Gymnoascus**[1]), ein auf Pferde- und Schafmist wachsender, sehr kleiner Pilz, dessen Mycelium zahlreiche Geschlechtsorgane erzeugt. Pollinodium und Carpogon sind hier zur Zeit der Befruchtung einander vollkommen gleich; nach derselben theilt sich das Carpogon in eine Reihe von Zellen, welche in verzweigte, sehr kurze Fäden auswachsen, an deren Enden die achtsporigen Asci in dichten Haufen entstehen; nur andeutungsweise wird eine Fruchthülle gebildet; der fertile Theil des Fruchtkörpers ist also nackt und erinnert in dieser Beziehung an die einfachsten Florideen (Nemalion).

2) **Discomyceten**[2]). Um von der Bildung eines vollständigen Fruchtkörpers eine möglichst klare Vorstellung zu geben, wähle ich als nächstes Beispiel den von Janczewski beschriebenen Ascobolus furfuraceus aus der Abtheilung der Discomyceten. Fig. 204 stellt einen senkrechten Durchschnitt durch den ganzen Fruchtkörper dieses Pilzes noch im Zusammenhang mit einem Theil des Myceliums, und zwar schematisch vereinfacht und vervollständigt dar. — Aus Zweigen des Myceliums *m* entsteht das Carpogonium *c* und das Pollinodium *l*. Jenes besteht aus einer Reihe weiter, aber kurzer Zellen und ist stark gekrümmt. Das Pollinodium legt sich mit seinen dünnen Zweigen an den vorderen Theil des Carpogons, die Zellen desselben dicht umschlingend, an. In Folge der Befruchtung wächst eine der mittleren Zellen des Carpogons (die man auch als Ascogon unterscheidet) stärker als die anderen, rundet sich kugelig und erzeugt durch Sprossung zahlreiche Fäden, aus denen später die Asci hervorgehen. Unterdessen aber ist aus den die Sexualorgane tragenden Hyphen ein das Carpogon ganz umhüllendes Fadenknäuel entstanden, welches den massiven und sterilen Theil des Fruchtkörpers darstellt und dessen Hyphen ein Pseudoparenchym bilden; Fig. 204 zeigt bei *r* die Rinde, bei *pp* die innere Masse des letzteren mit schematischer Andeutung der sterilen Hyphen. — Die weiter wachsenden ascogenen, aus dem Carpogon entsprungenen Fäden nun legen sich innerhalb des Fruchtkörpers in eine Schicht *ss* (Subhymenialschicht) zusammen und senden dickere, keulig anschwellende Zweige *a* aufwärts, dies sind die Asci, in denen die Sporen entstehen. So entsteht ein Hymenium *sa*, welches dadurch noch vervollständigt wird, dass die sterilen Hyphen zahlreiche parallele Zweige zwischen den Ascis hinaufsenden, die sog. Paraphysen *h*, die also dem sterilen Theil der Pilzfrucht angehören. — Endlich öffnet sich die Rinde *r* am Scheitel, das Hymenium kommt frei an die Oberfläche zu liegen und breitet sich ähnlich wie Fig. 205 *A* flach aus, um die Sporen aus den Schläuchen ins Freie zu entleeren.

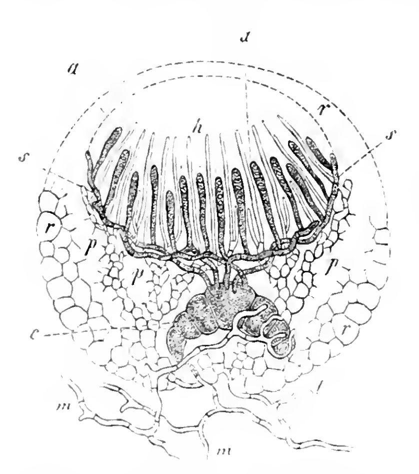


Fig. 204. Schematischer Durchschnitt des Fruchtkörpers von Ascobolus furfuraceus (nach Janczewsky's Figuren entworfen): *m* Mycelium, *c* Carpogon, *l* Pollinodium, *s* ascogene Schläuche, *a* die Asci; *rp* das sterile Gewebe des Fruchtkörpers, aus welchem die Paraphysen *h* entspringen.

1) Baranetzki: bot. Zeitg. 1872, Nr. 10.

2) De Bary: Ueber die Fruchtentwickelung der Ascomyceten. Leipzig 1863, p. 11. — De Bary u. Woronin: Beiträge zur Morphol. u. Physiol. der Pilze. Frankfurt 1866, 2. Reihe, p. 1 u. p. 82. — Tulasne: Ann. des sc. nat. 1866. 5. série, VI, p. 217. — Glinka-Janczewsky, botan. Zeitg. 1871. No. 18.

Bei Peziza confluens, wo die Sexualität der Ascomyceten überhaupt zuerst von De Bary 1863 entdeckt wurde, verhält sich die Sache nach dessen und Tulasne's ergänzenden Beobachtungen folgendermaassen. Das Mycelium von Peziza confluens wächst auf der Erde; von seinen Hyphen erheben sich an einzelnen Stellen aufstrebende Aeste, die sich mehrfach verzweigen; am Ende der Zweige bilden sich die Copulations- oder Befruchtungsorgane in grösserer Zahl dicht beisammen, Rosetten bildend. Die Endglieder der stärkeren Zweige schwellen zu eiförmigen Blasen an (Fig. 206 *a*), die ihrerseits einen meist gekrümmten Fortsatz (*f*) treiben. Aus einer unter diesem Carpogon liegenden Gliederzelle desselben Zweiges wächst ein keulenförmiger Zweig, das Pollinodium hervor, dessen Gipfel sich mit dem erwähnten Fortsatz verbindet (*i*). Nachdem dies stattgefunden, sprossen aus dem Stammfaden, der diese Organe trägt, zahlreiche dünne Hyphen hervor (*h*), welche die Rosette der Sexualorgane umwachsen, sie in ein dichtes Geflecht einhüllen; dieses Geflecht stellt den Körper des Fruchtträgers dar, auf dessen

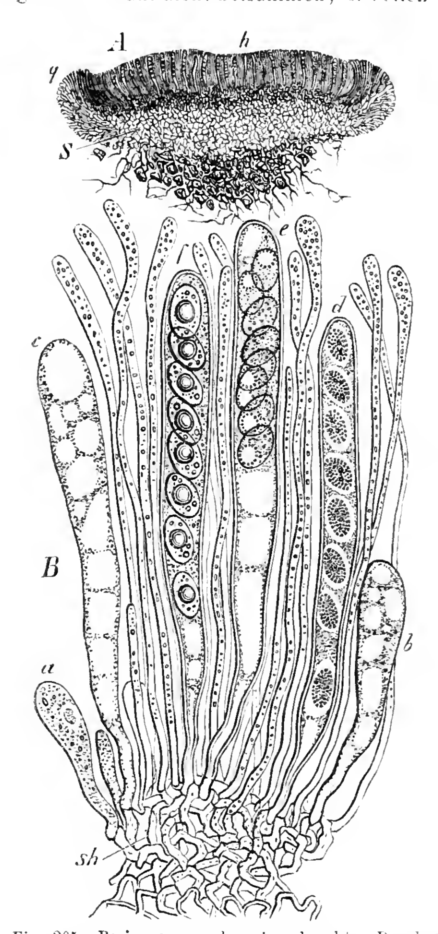



Fig. 205. Peziza convexula; *A* senkrechter Durchschnitt des ganzen Fruchtkörpers, etwa 20mal vergr.; *h* Hymenium, d. h. die Schicht, in welcher die sporenbildenden Schläuche liegen; *s* der sterile Gewebekörper der Frucht, der am Rande *q* das Hymenium napfartig umhüllt; an der Basis treten aus dem Gewebe *s* feine Fäden hervor, die zwischen Erdkörnchen hinwachsen. — *B* ein kleiner Theil des Hymeniums nach 550mal. Vergr.; *sh* subhymeniale Schicht dicht verflochtener Hyphen; *a*—*f* sporenbildende Schläuche, dazwischen dünnere Schläuche, die Paraphysen, in denen rothe Kernchen liegen.

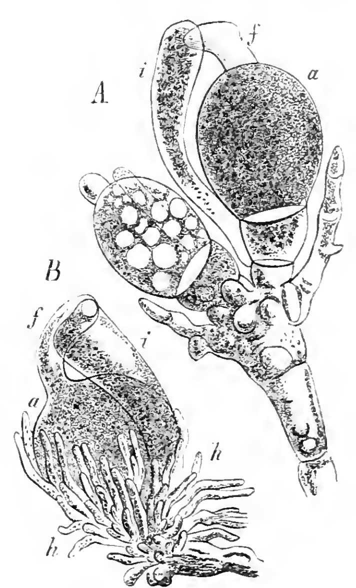



Fig. 206. Sexualapparat von Peziza confluens nach Tulasne (sehr stark vergr.): in *B* beginnt in Folge der Befruchtung die Hyphenbildung *h*, aus der sich der Fruchtkörper entwickelt.

Oberseite alsbald dicht gedrängte Hyphen sich erheben, um die Hymenialschicht zu bilden; schliesslich stellt der Fruchtträger einen Pezizenbecher dar, der ungefähr die Gestalt von Fig. 205 besitzt und in seinem Hymenium die Ascosporen erzeugt. — Aehnliches beobachtete Woronin an Peziza granulosa und scutellata. Hier erheben sich aus den Gliederzellen des Myceliums drei- bis mehrzellige Zweige, deren Endglied kugelig oder eiförmig an-

schwillt, ohne aber einen Fortsatz zu treiben; aus der darunter liegenden Gliederzelle entstehen zwei oder mehr dünnere Schläuche, die sich jener dicht anlegen, worauf dieser Copulationsapparat von zahlreichen unter ihm hervorsprossenden Hyphen dicht eingehüllt wird, aus ihnen entwickelt sich der Fruchtbecher. Bei Ascobolus pulcherrimus besteht das Carpogon aus einem wurmförmigen Körper, den Tulasne Scolecit nennt; es ist dies ein Zweig des Myceliums, der aus einer Reihe kurzer Zellen besteht, welche viel breiter als die des Myceliums sind. Die benachbarten Fäden treiben kleine Zweige, Pollinodien, deren terminale Zellen sich fest an den vorderen Theil des Scolecits legen; später wird er sammt diesem befruchtenden Organ von verzweigten Hyphen umsponnen, welche aus dem benachbarten Mycelium entspringen; es bildet sich so ein Knäuel, in dessen Mitte der Scolecit liegt, und welches endlich zum Fruchtbecher auswächst. — In allen diesen Fällen ist der Ursprung der ascogenen Fäden aus dem Carpogon noch nicht beobachtet, aber nach der Analogie mit dem vorigen und den folgenden Beispielen unzweifelhaft.

In der hier betrachteten Abtheilung der Discomyceten finden sich auch solche, deren Mycelium Conidien bildet und deren unreife Frucht ein ruhendes Sclerotium darstellt. In dieser Hinsicht ist besonders Peziza Fuckeliana von De Bary genauer beobachtet. Das Mycylium dieses Pilzes bewohnt im Herbst todte, feucht liegende Blätter der Weinrebe; aus ihm erheben sich aufrechte, einige Millimeter hohe, gegliederte Fäden, die sich oben mehrfach verzweigen, und auf den Zweigen zahlreiche länglichrunde Conidien erzeugen, welche sofort keimfähig sind und neue Mycelien bilden können; diese früher für einen selbständigen Pilz gehaltene Entwickelungsform unserer Peziza, war unter dem Namen Botrytis cinerea bekannt. Später aber entstehen am Mycelium die Sclerotien, deren Ursprung aus Sexualorganen zwar noch nicht beobachtet, aber nach dem von Brefeld bei Penicillium gesehenen kaum zweifelhaft ist. Diese Sclerotien erscheinen als verschieden geformte, $^1/_2$ bis mehrere Mill. grosse Schwielen in dem vom Pilz bewohnten Blattgewebe und bleiben nach dessen Verwesung übrig; sie bestehen aus einem dichten Hyphengeflecht mit schwarzer Rinde. — Bald nach ihrer Entstehung auf feuchte Erde gelegt, entwickelt sich aus ihnen eine grosse Zahl von Conidienträgern. Haben die Sclerotien dagegen eine mehrmonatliche Ruhe durchlebt, so treiben sie, ebenfalls auf feuchter Erde liegend, kleine, bis ein Ctm. hohe, aus Gewebemassen bestehende, gestielte Becher, deren flache Höhlung ein Hymenium trägt, in welchem wie bei Fig. 205 Ascosporen gebildet werden; diese Fruchtform ist die Peziza Fuckeliana.

Anhangsweise sei hier noch bemerkt, dass neben mehreren anderen Gattungen mit kleinen Fruchtkörpern auch die Morcheln, Helvellen, Spatualarien, Geoglossum hierher gehören, deren Fruchtkörper in Form gestielter Hüte oder Keulen u. s. w. sehr beträchtliche Grösse erreichen und deren Hymenium beträchtliche Flächen der Hüte, Keulen u. s. w. überziehen.

3) Die **Erysipheen**[1]) bilden kugelige Früchte auf der Oberfläche der von ihnen bewohnten Substrate. Die Früchte bleiben meist so klein, dass sie mit unbewaffnetem Auge eben noch gesehen werden, während das Mycelium eine beträchtliche Grösse erreicht. Die Fruchthülle ist eine dünne, an der Oberfläche aus Pseudoparenchym gebildete Hohlkugel, welche einen oder nur wenige, aus dem Carpogon entspringende Asci umschliesst.

Die sehr artenreiche Gattung Erysiphe (Mehlthaupilze) wohnt auf der Oberfläche der Blätter und grünen Stengel von Dicotylen, seltener auch von Monocotylen[2]); die vielverzweigten Mycelfäden kriechen auf der Epidermis hin und kreuzen sich dabei vielfach, indem sie zugleich an zahlreichen Stellen Haustorien in die Epidermiszellen hineinsenden. Die Mycelien vermehren sich durch Conidien, welche am Gipfel aufrechter unverzweigter Träger

1) Tulasne: selecta fungorum carpologia I. Paris 1860. — De Bary und Woronin: Beiträge zur Morphol. und Phys. der Pilze, dritte Reihe. Frankfurt 1870.

2) Sphaerotheca pannosa (Rosarum) dringt vielleicht auch in das Gewebe der Nährpflanze ein.

(Fig. 207 *I*) reihenweise abgeschnürt werden; diese früher Oidium genannten Regenerationsorgane sind bei manchen Arten die bis jetzt allein bekannten, so z. B. bei Erysiphe (Oidium) Tuckeri, dem Pilz, der die sog. Traubenkrankheit veranlasst. — Bei sehr vielen anderen Erysiphen sind dagegen die sexuell erzeugten Früchte leicht aufzufinden; häufig sprossen aus der Rinde derselben Fäden hervor, welche entweder wie Mycelfäden dem Substrat sich anschmiegen, oder in mannigfaltiger Form frei abstehen und eine zierliche Behaarung darstellen. Früchte und Conidien entstehen übrigens auf demselben Mycel.

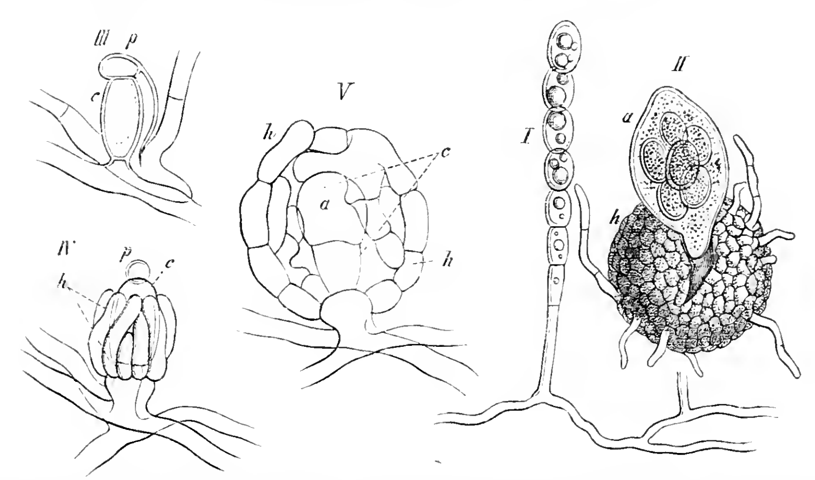



Fig. 207. *I* Conidienträger, *II* reife Frucht von Erysiphe pannosa nach Tulasne. — *III* Carpogon und Pollinodium, *IV* dieselben nach der Befruchtung, *V* die junge Frucht von Podosphaera Castagnei nach De Bary. — *c* Carpogon, *p* Pollinodium, *h* Fruchthülle, *a* der einzige Ascus.

Die einfachste Form der Fruchtbildung zeigt die Untergattung Sphaerotheca Fig. 207: an solchen Stellen, wo die Mycelfäden sich kreuzen, entstehen die Carpogonien und Pollinodien, dicht neben einander, von Anfang an einander berührend (*III*); beide sind kleine Seitenzweige; der zum Carpogon *c* werdende erweitert sich eiförmig und grenzt sich über der Basis durch eine Querwand ab; der das Pollinodium *p* erzeugende krümmt sich über den Scheitel des Carpogons und wird dort durch eine Querwand getheilt. Nach der so bewirkten Befruchtung sprossen unter der Basalwand des Carpogons, aber auch aus dem Pollinodium, Fäden hervor (*IV h*), welche, dem Carpogon dicht anliegend, emporwachsen und über seinem Scheitel sich zusammenwölben; nachdem diese Fäden durch Quertheilungen mehrzellig geworden sind, bilden sie, seitlich dicht zusammenschliessend, ein Pseudoparenchym; diese Fruchthülle erzeugt aber, sich erweiternd, auf der Innenseite kurze Zweige, welche den nun erweiterten Raum zwischen der Rinde und dem noch wenig vergrösserten Carpogon erfüllen (*V h*). Nun beginnt auch das anfangs noch einzellige Carpogon stärker zu wachsen, durch eine Querwand wird es in eine untere und eine obere Zelle zerlegt; jene kann als der einfachste Fall eines ascogenen Fadens betrachtet werden, dessen Scheitelzelle sofort zum Ascus wird (*V a*); im Protoplasma desselben, der bei seinem Wachsthum die Fruchthöhle endlich ganz ausfüllt, entstehen durch freie Zellbildung acht Sporen; durch Druck auf die Frucht schlüpft er (*II a*) heraus. — Bei anderen Erysiphen, deren Früchte mehrere Asci enthalten, wie E. Umbelliferarum, communis, lamprocarpa u. a. ist das Carpogon anfangs ebenfalls einzellig, wächst aber in der Hülle zu einem dicken, längeren, gekrümmten Faden aus, der durch mehrere Querwände gegliedert wird; mehrere der Gliederzellen treiben nun seitliche kurze Zweige aus, welche die Asci erzeugen.

Diese mit mehreren Ascis versehenen Erysiphen bilden nun den Uebergang zu den Eurotien, bei denen das Carpogon schon vor der Befruchtung sich stark verlängert und dabei korkzieherartig sich windet.

Die Entwickelungsgeschichte von **Eurotium repens** und Eurotium Aspergillus glaucus ist ebenfalls von De Bary ausführlich beschrieben worden. Beide Arten bewohnen die verschiedenartigsten, zersetzungsfähigen, todten organischen Körper, besonders häufig eingekochtes Obst. Der Pilz erscheint hier als ein die Oberfläche überziehendes, feinfädig flockiges Mycelium von weisser Farbe, aus welchem sich bald die aufrechten Conidienträger in grosser Zahl erheben; diese schwellen oben kugelig an, und aus der oberen Hälfte der Kugel sprossen, dicht gedrängt und radial gestellt, zahlreiche zapfenförmige Ausstülpungen, die Sterigmen, hervor, deren jedes nach und nach eine lange Kette von grünlichen Conidien producirt, so dass endlich der Kopf des Trägers mit einer dicken Lage derselben bedeckt ist. — Während dieser Conidienbildung entstehen an demselben Mycelium die Sexualorgane. Das Carpogonium ist das korkzieherförmig gewundene Endstück eines Myceliumzweiges (Fig. 208 *A*, *as*), dessen Windungen mehr und mehr zusammenrücken, bis sie, sich berührend, eine

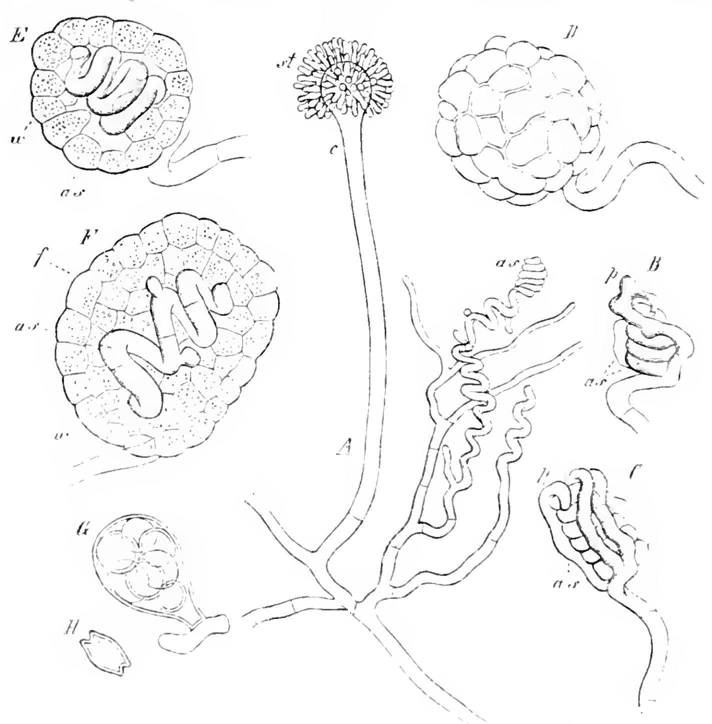



Fig. 208. Entwickelung von Eurotium repens (*gl* von E. Aspergillus glaucus) nach De Bary. *A* kleiner Theil eines Myceliums mit dem Conidienträger *c* und jungen Ascogonien *as*. *B* das schraubige Carpogon *as* mit dem Pollinodium *p*. — *C* dasselbe mit beginnender Umwachsung durch die Fäden, aus denen die Perithecium wand entsteht; *D* ein Perithecium von aussen gesehen. — *E* und *F* junge Perithecien im optischen Längsschnitt, *w* Wandungszellen, *f* Füllgewebe, *as* das Ascogon. — *G* ein Ascus. — *H* eine Ascopore.

hohle Schraube (*C*, *D*) darstellen; während dieses Vorganges treten ungefähr ebenso viele zarte Querwände auf, als Schraubenwindungen (5—6) vorhanden sind. Aus der untersten Windung des Carpogons sprossen nun an gegenüberliegenden Stellen zwei dünne Zweige hervor, welche auf der Aussenseite der Schraube hinaufwachsen; einer derselben wächst rascher, erreicht die oberste Windung und legt sich mit seiner Spitze (*B*) dieser dicht an; dieser Zweig ist das Pollinodium; zwischen seiner Spitze und der des Carpogons findet Conjugation statt, indem an der Berührungsstelle die Haut sich auflöst und die Protoplasmainhalte verschmelzen. Bald darauf sprossen aus dem unteren Theil des Pollinodiums sowie des Carpogons neue Fäden hervor, die an Zahl zunehmend und der Schraube dicht angeschmiegt (*C*), diese endlich ganz umhüllen; durch zahlreiche Quertheilungen bildet sich aus diesen Schläu-

chen eine Schicht polygonaler Zellen (*D*), welche die Schraube umhüllt. Die Zellen der Hüllschicht wachsen nach innen hin aus, die Papillen werden durch Querwände abgegliedert (*E*), und während die Hüllschicht an Umfang gewinnt, wird der dadurch vergrösserte Innenraum des Peritheciums von jenen Papillen ausgefüllt, indem sie dicht gedrängt bis an das Carpogon und zwischen seine sich nun lockernden Windungen hineinwachsen, wobei sie durch Querwände in zahlreiche isodiametrische Zellen zerfallen, so dass endlich der Raum zwischen der Hüllschicht und den Windungen der Schraube von einem Pseudoparenchym, dem Füllgewebe, erfüllt ist (*F*). — Während dieser Vorgänge treten in dem Carpogon zahlreichere Querwände auf, und bald sprossen aus seinen Gliederungen zahlreiche Zweiganfänge hervor, die sich zwischen die Zellen des Füllgewebes nach allen Seiten eindrängen, sich durch Querwände theilen und sich verästeln; ihre letzten Verzweigungen sind die Asci (*G*), welche demnach ihre Entstehung dem durch das Pollinodium befruchteten Ascogon verdanken. Diese inneren Veränderungen sind von einer beträchtlichen Grössenzunahme des ganzen Peritheciums begleitet. Während der Entwickelung der Asci lockert sich das Füllgewebe, dessen Zellen sich abrunden, quellungsfähig werden, ihren fettreichen Inhalt verlieren und endlich verschwinden; im reifen Perithecium ist das Füllgewebe von den Sporenschläuchen verdrängt. — Die Zellen der Wandschicht folgen der Umfangszunahme des Peritheciums, bedecken sich mit einem schwefelgelben Ueberzug, der eine beträchtliche Dicke erreicht und wahrscheinlich aus harz- oder fettartiger Substanz besteht; endlich collabiren und vertrocknen die Zellen der Wandschicht; auch die achtsporigen Asci lösen sich auf, und zuletzt besteht das Perithecium nur noch aus dem brüchigen gelben Ueberzug und der davon umschlossenen Sporenmasse, die bei leichtem Druck auf jene frei wird. Aehnlich wie das Perithecium bedeckt sich auch das Mycelium mit einem jedoch fuchsrothen Ueberzug, auf welchem nun die Perithecien dem blossen Auge als gelbe einzeln erkennbare Körnchen erscheinen. Die reifen Sporen haben die Gestalt biconvexer Linsen (*H*); bei der Keimung schwillt das den Keimschlauch treibende Endosporium stark an und sprengt das Episporium in zwei Hälften. Das aus den Ascosporen erwachsende Mycelium erzeugt, ebenso wie das aus den Conidien entstehende, zuerst Conidienträger und später Perithecien; ein eigentlicher Generationswechsel zwischen geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Generationen ist aber hier nicht vorhanden.

4) Die **Tuberaceen** (Trüffeln) bilden unterirdische, knollenähnliche, zuweilen faustgrosse Fruchtkörper, welche gewöhnlich mit einer festen, dicken, aus Pseudoparenchym bestehenden Rinde versehen sind, innen aber ein dichtes Hyphengewebe einschliessen, in welchem die ascogenen Fäden sich vielfach verzweigen und so Sporenlager von verschiedener Form bilden, die dem sterilen Fruchtgewebe eingebettet sind und auf Durchschnitten als Kammern, dunklere Adern u. dgl. erscheinen. Die Entstehung dieser Fruchtkörper war bisher nicht, ihr Bau morphologisch nur mangelhaft bekannt. Erst durch die Entdeckung Brefeld's, dass der gemeinste aller Schimmelpilze, das Penicillium glaucum, nur das conidienbildende Mycelium einer kleinen Trüffel ist, hat Licht auch über die Morphologie dieser Pilzgruppe verbreitet.

Das Mycelium von **Penicillium glaucum** wächst auf fast allen organischen Substraten, selbst auf Flüssigkeiten, wo es zuletzt dicht verfilzte Häute bildet. Aus ihm entspringen aufrechte Zweige, die sich oben pinselartig verzweigen und an den Zweigenden lange Ketten grünlicher Conidien erzeugen, die fast überall in der Luft verbreitet sind und es bewirken, dass dieser Pilz sich überall von selbst einfindet.

Wie bei den Trüffeln bildet sich aber auch bei Penicillium die Frucht nur unter Abschluss von Luft und Licht, wo die leicht kenntlichen Conidienträger sich nicht entwickeln, und da die Früchte nur die Grösse kleiner, gelblicher Stecknadelköpfe erreichen, wurden sie bisher übersehen, bis es Brefeld gelang, ihre Bildung künstlich hervorzurufen. »Die Mycelien[1]) müssen auf einem Substrat erzogen werden, wo sie durch üppigste Ernährung bei

1) Das Obige wörtlich Brefeld's vorläufiger Mittheilung in Flora 1873 Nr. 21 entnommen.

Vermeidung jeglicher Störung den Hohepunct vegetativer Entwickelung erreichen. Bei diesem angelangt, in der Regel zwischen dem 7. bis 10. Tage nach der Cultur der Sporen, muss durch geeignete Methode der Cultur der Zutritt des atmosphärischen Sauerstoffs und durch ihn herbeigeführte Erschöpfung der Mycelien in Conidienträger sorgfältig vermindert werden. Da diese Bedingungen in der Natur der Regel nach nicht erfüllt sind, so erklärt es sich leicht, weshalb man Penicillium bisher nur in ungeschlechtlicher Vermehrung kennt«.

Die Geschlechtsorgane von Penicillium stimmen in den wesentlichen Momenten mit den durch De Bary bei Eurotium bekannten überein, bestehend aus einem weiblichen, schraubenförmigen Ascogon und einem männlichen Pollinodium.

Nach stattgefundener Befruchtung des Ascogons tritt aber ein Entwickelungsgang des Fruchtkörpers ein, der ganz erheblich von den bisher bei Ascomyceten bekannten Fällen abweicht.

Das befruchtete Ascogon wird zwar von Fäden auch hier dicht umhüllt, die unterhalb des Ascogons offenbar in Folge der Befruchtung austreiben; aber das Ascogon wächst zugleich mit der Befruchtung aus und seine Verzweigungen wachsen in die zunächst fadige Hülle hinein.

Wenn die Hülle in 8—15facher Fadenlage das auswachsende Ascogon umschliesst, findet keine neue Auflagerung mehr statt, vielmehr nur eine weitere Ausbildung der angelegten Fäden.

Sie besteht zunächst in einer reichen Gliederung der Fäden, deren Zellen sich dann durch Dehnung zu einem Gewebe schliessen. Mit dem allmählig eintretenden Gewebeschluss wird das Vordringen der ascogenen Fäden erst erschwert und endlich gehindert; doch sind sie in ihrer Lage auf medianen Schnitten als concentrisch verlaufende dicke Hyphen deutlich erkennbar.

Nach eingetretener Gewebebildung findet eine starke, nicht überall gleichmässige Dehnung der Zellen um das 6—8fache ihrer Grösse statt und endlich eine sehr starke Verdickung der Membranen.

Die letzere beginnt an zwei Stellen zugleich, innen in den ascogenen Hyphen, aussen in einer Zone, die einige Zelllagen unter der Peripherie liegt.

Der von den Mycelien nunmehr befreite Fruchtkörper von der Grösse und Farbe eines groben gelben Sandkorns stellt in diesem Zustand ein Sclerotium dar, welches aussen aus 2—4 tangential gestreckten Zelllagen besteht, die eine gelb-braune Farbe besitzen. Ihnen folgen nach innen grosse mehr radial angeordnete Zellen, die nach dem Innern zu an Grösse abnehmen. Sie sind durchsetzt von den ascogenen Hyphen, die erstarrt in dem Gewebe liegen in der Form vielverzweigter Gänge.

Die Sclerotien können trocken aufbewahrt eine Ruhezeit von mehr als 3 Monaten vertragen, ohne dadurch ihre Keimkraft zu verlieren.

Werden sie auf Fliesspapier feucht aufgelegt, so tritt nach 6—7 Wochen eine weitere Entwickelung der ascogenen Hyphen ein. Sie nehmen die Gestalt lebender Pilzfäden wieder an, gliedern sich in kurze Zellen und jede Zelle vermag einen Spross zu treiben, der sich gleich mit seinem Ursprunge in einen dicken und einen dünnen Faden theilt. Die dicken Fäden dienen der Fructification, die dünnen zum Verzehr des umliegenden Gewebes und zur Ernährung des dicken. Sie sind wenig verzweigt und scheidewandlos. Die dicken hingegen treiben gleich hinter ihrer Spitze zahlreiche, dicht auf einander folgende Seitenzweige und haben zwischen je 2 Seitenzweigen eine Scheidewand. Die Seitenzweige werden ihrer ganzen Ausdehnung nach zu einer Kette von Ascen; jeder Ascus bildet 8 Sporen.

Die weitere Entwickelung geht damit zu Ende, dass alles Gewebe im Innern bis auf die braune Hülle verzehrt wird, dass die reifen Ascen mit sammt ihren Hauptaxen und den sie ernährenden Fäden durch Auflösung verschwinden und dass schliesslich, 6—8 Monate nach dem Auslegen, die äusserlich nicht veränderten Sclerotien in eine Blase umgewandelt sind, die eine dichte Masse zahlloser hellgelber Sporen umschliesst.

Aus jeder Ascusspore geht bei geeigneter Cultur ein Mycelium hervor, welches dem aus einer Conidie gebildeten völlig gleicht und durch die höchst characteristischen Conidienträger ausgezeichnet ist, deren jeder durch die Mycelfäden hindurch direkt auf die einzelnen Keimsporen genetisch zurückverfolgt werden kann.

Wenn die Sclerotien durch zu starkes Austrocknen, durch Alter oder sonstige Störungen ihre Keimkraft verlieren, d. h. wenn die ascogenen Fäden im Innern abgestorben sind, keimen mitunter einzelne Zellen des Gewebes aus. Ihre Keimschläuche treten durch vorhandene Risse des Sclerotiums an die Oberfläche und bilden hier gewöhnliche Conidienträger. Hierdurch tritt die physiologische Verschiedenheit oder vielmehr der Gegensatz zwischen den ascogenen Fäden und dem sie umgebenden Gewebe noch deutlicher hervor.«

Die Uebereinstimmung der Structur sowohl der unreifen wie reifen Penicilliumfrüchte mit jungen und reifen Trüffeln zeigt sofort, dass Penicillium zu den Tuberaceen gehört und dass die Fruchtbildung derselben ihren nun genau bekannten Typus in der von Penicillium findet. Schon die Abbildungen Tulasne's [1], namentlich die von Elaphomyces Leveillei, zeigen die ascogenen Fäden im sterilen Gewebe der Trüffeln, und Brefeld fand sie bei vorläufiger Untersuchung in Tuber rufum wieder: die bekannten gelben Hyphenzüge entsprechen den ascogenen Fäden, sie erzeugen die Asci und verzehren dabei das sie umgebende sterile Gewebe.

Die dunkle Färbung des Inneren der Trüffel rührt von den zahlreichen, dunkelgefärbten Sporen her, sowie auch die Marmorirung in weissen und dunklen Adern von der Vertheilung der sporenbildenden Fadenzüge im farblosen sterilen Gewebe bewirkt wird; letzteres enthält zwischen seinen Hyphen Luft und erscheint daher bei auffallendem Licht weiss. — Die Sporen der Trüffeln entstehen in keuligen oder kugeligen, sehr geräumigen Ascis, und zwar in jedem Ascus nach und nach und durch freie Zellbildung. Sie sind von einem mit Stacheln oder netzartig verbundenen Leisten besetzten Exosporium umgeben.

Ob auch das Mycelium der Trüffeln, ähnlich dem des Penicillium gelegentlich an der freien Luft lebt und dann vielleicht Conidien bildet, ist bis jetzt nicht bekannt.

5) Die **Pyrenomcyeten** (Kernpilze) [2] erzeugen ihre meist achtsporigen und langkeulenförmigen Asci im Inneren kleiner, rundlicher oder flaschenförmiger Behälter, welche als Perithecien bezeichnet werden; die Hülle des Peritheciums besteht, zumal wenn es einzeln frei liegt (Sphaeria, Sordaria u. a.), aus einem festen pseudoparenchymatischen Gewebe, meist von dunkler Farbe; der Inhalt ist anfangs ein zartes, durchsichtiges, luftfreies Gewebe, welches später durch die Asci und Paraphysen verdrängt (resorbirt) wird; diese entspringen einem die Peritheciumwand auskleidenden oder nur ihre Basis einnehmenden Hymenium. — Das Perithecium ist entweder von Anfang an geöffnet (z. B. Sphaeria typhina, Sordaria) oder es ist anfangs geschlossen und bildet später einen mit Haaren ausgekleideten Mündungscanal, durch den die Sporen entleert werden (Xylaria).

Bei einer Reihe von Arten (Sphaeriae simplices: z. B. Pleospora, Sordaria, entstehen diese Perithecien frei auf dem fadigen unscheinbaren Mycelium (welches meist schon abgestorbene, aber auch lebende Pflanzen bewohnt) einzeln oder truppweise. In solchen Fällen ist es besonders nach Woronin's Untersuchung an Sphaeria Lemanneae und Sordaria gewiss, dass jedes Perithecium einem Sexualact seine Entstehung verdankt, dass es also eine ganze Frucht darstellt. Bei anderen Pyrenomyceten aber (z. B. Xylaria) entsteht aus dem Mycelium zunächst ein sog. Stroma, d. h. ein polsterförmiger, hutförmiger, becherförmiger oder strauchartig verzweigter Träger, der aus dichter, anscheinend homogener Gewebemasse gebildet ist; erst in ihm entstehen dann zahlreiche Perithecien. Es bleibt in diesen Fällen ungewiss, ob das Stroma nur eine besondere Form des Myceliums ist und in ihm selbst erst später Geschlechtsorgane entstehen, die ebenso viele Perithecien bilden, oder ob das Stroma in toto aus einem Befruchtungsact des fadigen Myceliums hervorgeht

---

1) Tulasne: Fungi hypogaei. Paris (2. Aufl.) 1862.

2) Tulasne: selecta fungorum carpologia. Paris 1860—65. — Woronin und De Bary: Beiträge zur Morph. u. Phys. der Pilze. Frankfurt 1870. — Fuisting: bot. Zeitg. 1868, p. 179.

und also auch als Frucht zu betrachten ist, die dann in zahlreichen Perithecien ihre Asci bildet; diese letztere Alternative ist die wahrscheinlichere, insofern bei Claviceps das Stroma selbst aus einem Sclerotium entspringt, welches wohl auch hier aus einem Sexualact entsteht.

Die ungeschlechtlichen Regenerationszellen oder Conidien entspringen bei den Pyrenomyceten nicht blos aus dem Mycelium, sondern auch und vorwiegend aus dem Stroma, oder (wie bei Penicillium) selbst aus der Peritheciumwand. Sie entstehen an längeren oder kürzeren Hyphenzweigen meist in grosser Zahl, zuweilen grössere und kleinere an einer Art. Es wurde schon erwähnt, dass die als Pycniden und Spermogonien bezeichneten Behälter, welche ebenfalls grössere und kleinere Conidien entleeren, wahrscheinlich Parasiten sind, die nicht in den normalen Entwickelungskreis der Pflanzen, auf denen sie sich einnisten, gehören.

Als ein näher zu beschreibendes Beispiel wähle ich den Pilz, der das sog. Mutterkorn erzeugt: Claviceps purpurea [1]). Die Entwickelung desselben beginnt mit der Bildung eines fadigen Myceliums, welches auf der Oberfläche des noch zwischen den Spelzen eingeschlossenen Fruchtknotens der Gramineen, besonders des Roggens, sich ansiedelt, ihn mit dichtem Geflecht überzieht und zum Theil in sein Gewebe eindringt, wobei der Scheitel, oft auch andere Theile des Fruchtknotens verschont bleiben. Der Fruchtknoten wird so von einem weichen, weissen Myceliumfilz, der die Form desselben ungefähr behält, ersetzt; nicht selten trägt er noch die Griffel am oberen Theil. Die Oberfläche des Pilzgewebes zeigt viele tiefe Furchen und bildet auf radial gestellten Basidien eine grosse Menge von Conidien, welche in eine schleimige Substanz eingebettet zwischen den Spelzen hervorquellen. In diesem Zustand wurde der Pilz früher für eine eigene Gattung gehalten und Sphacelia genannt. Die Conidien können sofort keimen und sogar alsbald wieder Conidien abschnüren, die ihrerseits nach Kühn in anderen Grasblüthen alsbald wieder eine Sphacelia erzeugen. Das Mycelium der Sphacelia bildet, wenn die Conidienbildung ihre Höhe erreicht hat, am Grunde des Fruchtknotens ein dichtes Geflecht festererHyphen, welches zunächst noch von dem lockeren Gewebe der Sphacelia umgeben ist; es ist dies der Anfang des

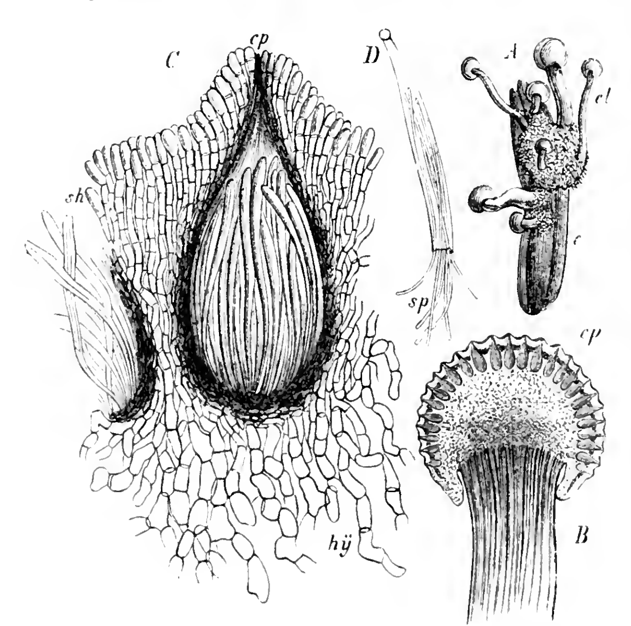



Fig. 209. Claviceps purpurea; *A* ein Fruchtträger *cl* bildendes Sclerotium (Mutterkorn); *B* oberer Theil eines Fruchtträgers im Längsschnitt, *cp* die Perithecien; *C* ein Perithecium mit Umgebung stark vergrössert; bei *cp* seine Mündung; *hy* Hyphen des Hutes, *sh* Hautschicht des Hutes. *D* ein Ascus, zerrissen, die Sporen entlassend (nach Tulasne).

Sclerotiums, des sog. Mutterkorns; seine Oberfläche wird bald dunkelviolet und wächst zu einem oft Zolllänge erreichenden hornförmigen Körper an. Unterdessen hört die Sphacelia zu wachsen auf, ihr Gewebe wird absterbend von dem Sclerotium unten zerrissen, von

1) Tulasne: Ann. des sc. nat. T. XX, p. 5. — Kühn: Mitth. des landw. Instit. in Halle I. 1863.

dessen Gipfel emporgehoben, wo es diesem wie eine hohe Kappe aufgesetzt ist, um später abzufallen. Das reife, harte Sclerotium bleibt nun bis zum Herbst, meist aber bis zum kommenden Frühjahr in Ruhe; alsdann beginnt die Bildung der Fruchtkörper, wenn das Sclerotium im feuchten Boden liegt. Die Fruchtträger entstehen unter der Haut, indem sich an bestimmten Puncten aus den Markhyphen zahlreiche dichtgedrängte Zweige bilden; das Bündel durchbricht die Haut und wächst zu einem Fruchtträger (Stroma) heran, der aus einem langen Stiel und einem kugeligen Köpfchen besteht. In letzterem entstehen sehr zahlreiche flaschenförmige Perithecien (*cp* in *B* und *C*, Fig. 209), die hier einer Wandung entbehren. Jedes Perithecium wird von seinem Grunde her mit zahlreichen Sporenschläuchen erfüllt, in deren jedem mehrere dünne, fadenförmige Sporen erzeugt werden. Diese Sporen schwellen in feuchter Umgebung stellenweise an und treiben an mehreren Puncten Keimschläuche. Gelangen sie in die jungen Blüthen des Roggens oder nah verwandter Gräser, so entsteht aus ihnen nach Kühn die Sphacelia, womit der Entwickelungskreis geschlossen ist.

6. Die **Flechten** (*Lichenes*)[1]. Nach den Untersuchungen Schwendener's kann es keinem Zweifel mehr unterliegen, dass die Flechten ächte Pilze (aus der Abtheilung der Ascomyceten) sind, die sich durch einen merkwürdigen Parasitismus auszeichnen. Ihre Nährpflanzen sind Algen, welche normal an feuchten Orten, nicht im Wasser selbst, wachsen, übrigens aber sehr verschiedenen Gruppen (selten den Conferven, häufig den Chroococcaceen und Nostocaceen, noch häufiger den Palmellaceen, zuweilen den Chroolepideen) angehören. — Die betreffenden Pilze (flechtenbildende Pilze) kommen nicht anders als parasitisch auf bestimmten Algenformen vor, während die Algenformen, welche von jenen befallen werden und in Vereinigung mit dem Pilz Gonidien heissen, auch sonst im freien Zustand ohne den Pilz bekannt sind. — Wenn die von dem Flechtenpilz befallene Alge eine Fadenalge ist und das Hyphengewebe nur in geringer Massenentwickelung auftritt (wie bei Ephebe, Coenogonium), so tritt der wahre Sachverhalt ohne Weiteres klar hervor, und seit Flechten dieser Art genauer bekannt sind, tauchte auch der Verdacht auf, dass sie in der That nur von Pilzen bewohnte Algen seien. Auch bei den Collemaceen wurde man schon früher wiederholt auf die Identität ihrer Gonidien mit den Zellreihen der Nostocaceen aufmerksam; hier aber erfährt die ernährende Alge meist schon erhebliche Habitusveränderungen, wenigstens in ihren äusseren Gesammtumrissen durch den Einfluss des in ihr schmarotzenden Pilzes, ähnlich wie Euphorbia Cyparissias durch das sie bewohnende Aecidium. Die Mehrzahl der Flechtenpilze aber sucht sich die Chroococcaceen und Palmellaceen, welche als Anflüge und Polster auf feuchtem Boden, an Baumrinden und Steinen wachsen, als Nährpflanzen aus, deren einzelne Zellen und Zellenfamilien von dem Pilzgewebe so umwachsen und durchwachsen werden, dass sie schliesslich nur noch dem dichten Hyphengewebe eingestreut oder wie eine besondere Gewebeschicht (Gonidienschicht) in diesem erscheinen. Diese von ihrem Parasiten ganz umschlossenen Algen werden dann zwar nicht in ihrer Vegetation und Vermehrung gehindert, wohl aber treten andere Störungen ihrer Entwickelung ein; werden sie aber aus dem umschliessenden Pilzgewebe befreit, so setzen sie ihre normale Entwickelung fort, und in einzelnen Fällen wurde sogar Zoosporenbildung aus ihnen erzielt, eine Thatsache, die von Famintzin und Baranetzky zuerst constatirt, aber unrichtig gedeutet wurde. Der auf langjährigen Untersuchungen beruhenden Sachkenntniss Schwendener's verdankt man auch in solchen Fällen die richtige Auffassung des Verhältnisses, in welchem der flechtenbildende Pilz zu den Gonidien, d. h. zu der von ihm befallenen Algenform steht.

Nach diesen Vorbemerkungen wird die folgende Darstellung auch dem Anfänger verständlich sein: sie ist mit geringen Abänderungen aus der ersten Auflage dieses Buches

---

1) Tulasne: Mémoire pour servir à l'histoire organograph. et physiol. des lichens (Ann. des sciences nat. 3me série. T. XVII. — Schwendener: Untersuchungen über den Flechtenthallus (in Nägeli's Beiträgen zur wissensch. Bot. 1860 u. 1862. — Schwendener: Laub- und Gallertflechten (Nägeli's Beitr. zur wiss. Bot. 1868). — Schwendener: Flora 1872, No. 11—15. Weitere Literatur vergl. am Schluss dieses Kapitels.

herubergenommen. Wir betrachten einstweilen den Flechtenkörper als ein Ganzes, wie es sich der Beobachtung unmittelbar darbietet, wobei die ernährende Alge unter dem Namen Gonidium als ein Formelement des Thallus erscheint, um am Schluss auf die Algennatur

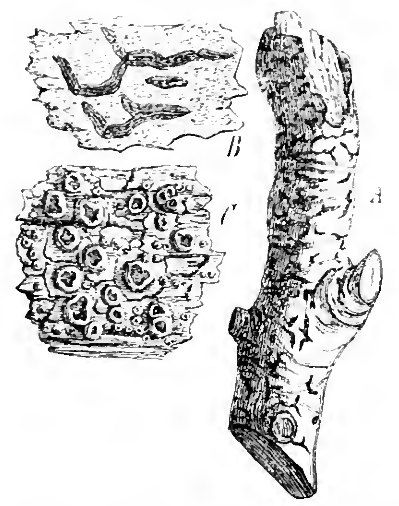



Fig. 210. A u. B Graphis elegans, eine Krustenflechte auf der Rinde von Ilex Aquifolium, A natürl. Grösse, B wenig vergrössert. — C eine andere Krustenflechte: Pertusaria Wulfeni (wenig vergr.).

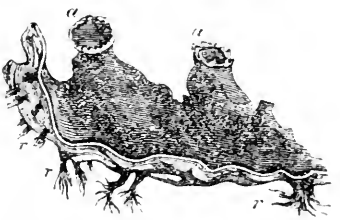



Fig. 211. Ein Stück des laubartigen Thallus von Peltigera horizontalis: a die Apothecien r die Rhizinen (natürl. Gr.).

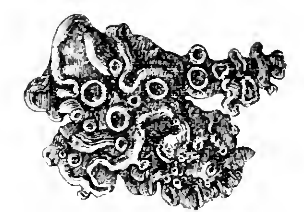


Fig. 212. Eine Gallertflechte: Collema pulposum (wenig vergr.).

derselben näher einzugehen. Der Thallus der Flechten entwickelt sich häufig in Form von Krusten, welche Steine und Borke überziehen oder sich zwischen den Lamellen des

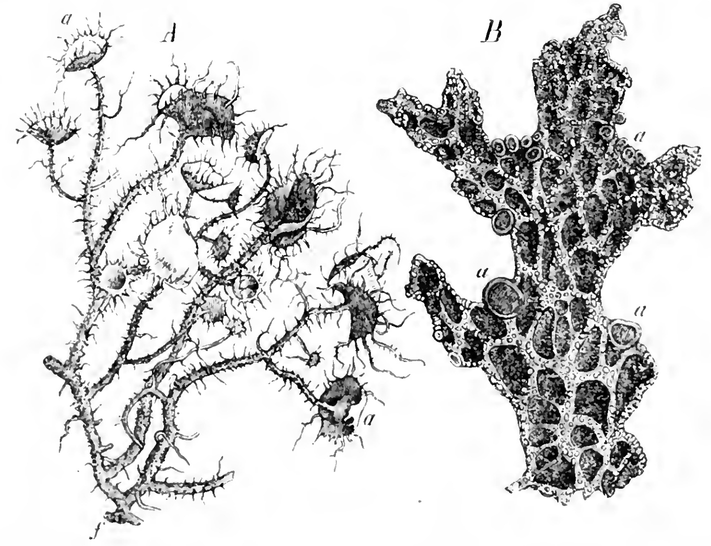



Fig. 213. A Usnea barbata, eine Strauchflechte (natürl. Gr.), B Sticta pulmonacea, eine Laubflechte (natürl. Gr.) von der Unterseite gesehen; a Apothecien; f die Haftscheibe von A, womit diese Flechte auf der Rinde eines Baumes angewachsen ist.

Periderms der Holzpflanzen einnisten und dann nur den Fruchtkörper über dessen Oberfläche zum Vorschein bringen. Diese sogenannten Krustenflechten sind ihrem Substrat wenigstens auf der Unterseite so an- und eingewachsen, dass sie von diesem nicht vollständig

und ohne Beschädigung des Thallus abgelöst werden können (Fig. 210 *A, B, C*). Der krustenförmige Flechtenthallus geht durch verschiedene Mittelformen in die der Laubflechten über; der laubartige Thallus bildet flächenförmige, oft krause Ausbreitungen, die sich von ihrer Unterlage, Erde, Stein, Moos, Borke u. s. w. vollständig abheben lassen, da sie denselben nur durch einzelne Haftorgane, die Rhizinen, stellenweise angewachsen sind. Der laubige Thallus erreicht nicht selten bedeutende Dimensionen, bei den grossen Peltigera- und Sticta-Arten bis zu einem Fuss Durchmesser bei 1/2 bis 1 Millim. Dicke, und nimmt dabei gern einen im Allgemeinen kreisförmigen Umriss an; am fortwachsenden Rande bildet er gerundete, eingebuchtete Lappen (Fig. 211 und Fig. 213 *B*). Eine dritte Form des Flechtenthallus, die mit der vorigen ebenfalls durch Uebergänge verbunden ist, zeigen die Strauchflechten; sie sind dem Substrat nur an einer Stelle und mit schmaler Basis angewachsen, und erheben sich von dort aus strauchartig, vielfach verzweigt. Die Thalluszweige sind entweder flach bandartig, dem Lappen mancher Laubflechten ähnlich, oder dünn cylindrisch (Fig. 213 *A*). Nicht sowohl ein Uebergang vom laubigen zum strauchigen Thallus, als vielmehr eine Vereinigung beider findet sich bei Cladonia und Stereocaulon, wo zuerst eine laubartige Ausbreitung (von geringer Grösse) gebildet wird, aus welcher sich alsdann der becherförmige oder strauchartig verzweigte Thallus erhebt.

Der Flechtenthallus kann bis zur Pulverisirbarkeit austrocknen, ohne seine Lebensfähigkeit zu verlieren; mit Wasser durchtränkt hat er dann meist eine lederartige Consistenz, ist zähe und elastisch biegsam; eine grosse Zahl auch sonst ausgezeichneter Gattungen ist aber im wasserdurchtränkten Zustande schlüpfrig, gallertartig; diese sog. Gallertflächen bilden polsterartige Massen mit gyröser Oberfläche und nähern sich in ihrem Wachsthum bald mehr den Strauch-, bald mehr den Laubflechten; eine der typischen Formen zeigt Collema Fig. 212.

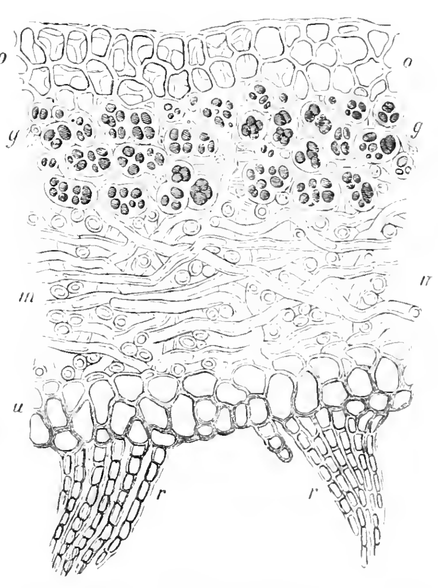



Fig. 214. Sticta fuliginosa, Querschnitt durch den laubartigen Thallus (500); *o* Rindenschicht (Hautschicht) der Oberseite, *u* die der Unterseite, *r r* Rhizinen oder Haftfasern, die der Hautschicht entspringen, also Haargebilde sind; *m* die Markschicht, deren Fäden theils im Längs-, theils im Querschnitt zu sehen sind; auch die obere und untere Rindenschicht besteht aus Hyphen, die aber viel weitere Lumina haben, kurz gegliedert und interstitienlos verbunden sind, sie bilden ein Pseudoparenchym; *g* die Gonidien, die spangrünen Protoplasmakörper derselben sind dunkel schattirt, jede Gallerthülle umschliesst mehrere durch Theilung entstandene Gonidien.

Die Lagerung der Gonidien und Hyphen in einem Thallus kann der Art sein, dass beiderlei Elementargebilde ungefähr gleichmässig gemengt erscheinen (wie in Fig. 215); man nennt den Thallus in diesem Fall homöomerisch; oder die Gonidien sind in eine Schicht zusammengedrängt (wie Fig. 214), wodurch zugleich das Hyphengewebe je nach Umständen in eine äussere und innere oder in eine obere und untere Schicht eingetheilt wird; das Thallusgewebe ist alsdann geschichtet, und solche Flechten werden als heteromere bezeichnet (Fig. 214 und 217).

Die Art des Wachsthums, die Verzweigung und äussere Gliederung des Flechtenthallus kann entweder von den Gonidien bestimmt werden, so dass die Hyphen nur in secundärer Weise am Aufbau des Körpers sich betheiligen, oder aber die Hyphen bestimmen die Form und die Art des Wachsthums, während die Gonidien nur secundär an der Gewebebildung theilnehmen. Das Erste kommt nur bei wenigen Flechten vor, die andere Art des Wachsthums ist die gewöhnliche, die der typischen Flechten, zumal der heterome-

ten. Bei manchen homoomeren Gallertflechten (wie Fig. 215) scheint es zweifelhaft, ob die Aenderung der äusseren Umrisse mehr von den Gonidien oder mehr von den Hyphen ausgeht. — Dieses von den Lichenologen bisher nicht hinreichend betonte, morphologisch und physiologisch aber wichtige Verhältniss wird durch Betrachtung der Fig. 216 und Fig. 218 hinreichend klar werden. Fig. 216 zeigt den optischen Längsschnitt eines Astes von Ephebe pubescens; die grossen Gonidien sind dunkel gehalten, die sehr feinen Hyphen mit *h* bezeichnet. Der Ast wächst an der Spitze fort durch Längenwachsthum und Quertheilung eines Gonidiums *sg*, welches hier die Scheitelzelle des Astes darstellt; die von dem Scheitelgonidium erzeugten Gliederzellen theilen sich später der Längsaxe des Astes parallel, noch später treten Theilungen nach verschiedenen Richtungen ein, es entstehen so Gruppen von Gonidien in ziemlich bedeutender Entfernung vom Scheitel des Astes. Die dünnen Hyphen reichen bei unserer Abbildung bis an die Scheitelzelle, in anderen Fällen hören sie schon weit unterhalb des Scheitelgonidiums auf; auch sind es nur wenige einzelne Fäden, welche dem Längenwachsthum des Astes folgen, indem sie innerhalb der Gallerthülle, die offenbar von den Gonidien erzeugt wird, fortwachsen; erst ziemlich weit hinter dem Scheitel des Astes treiben die Hyphen Seitenzweige, welche zwischen die Gonidien und Gonidiengruppen eindringen, indem sie die verschwommene gallertartige Zellhautmasse derselben durchwachsen. So wird also die ganze Form des Astes, sein Längen- und Dickenwachsthum von den Gonidien bestimmt; die Hyphen bewirken bei ihrer geringen Zahl und Feinheit kaum irgend eine wesentliche Aenderung sowohl in den äusseren Umrissen als in der inneren Structur des Astes. Auch bei der Anlage der seitlichen Thalluszweige von Ephebe pubescens tritt dies deutlich hervor; eines der äusseren Gonidien verlängert sich quer zur Axe des Astes und wird zur Scheitelzelle des Thalluszweiges, indem es durch Quertheilungen Gliederzellen erzeugt, wie bei *a* in Fig. 216 zu sehen ist; Zweige der dort verlaufenden Hyphen wenden sich nach derselben Richtung und verhalten sich bezüglich der neuen Scheitelzelle so, wie es oben von der des Hauptastes angegeben wurde. — Aehnlich wie Ephebe pubescens bildet auch Usnea barbata (eine Strauchflechte) einen vielfach verzweigten strauchartigen Thallus; die Thalluszweige verlängern sich auch hier durch Scheitelwachsthum (vergl. Fig. 217 *A*); dieses wird aber nicht wie bei Ephebe durch die Gonidien, überhaupt nicht durch eine einzige Zelle vermittelt, sondern die beinahe parallel verlaufenden, am Scheitel zusammenneigenden Hyphen des Astendes verlängern sich, jede für sich, durch Scheitelwachsthum ihres Endgliedes und bewirken so gemeinschaftlich das Längenwachsthum am Scheitel des Thallusastes, dem weiter rückwärts ein intercalares Wachsthum durch intercalare Verlängerung und durch Einschiebung von Hyphenzweigen nach verschiedenen Richtungen folgt. Die Hyphen liegen so dicht beisammen, dass sie eine compacte interstitienfreie Masse bilden; erst weiter rückwärts vom Astscheitel differenzirt sich das Hyphengewebe in eine sehr dichte Rinde allseitig verwebter Fasern, einen axilen Strang längsläufiger, dicht gedrängter Fäden und eine lockere mit luftführenden Interstitien versehene Schicht (das Mark). Da, wo hinter dem Scheitel diese Differenzirung des Hyphengewebes beginnt, endigt auch die Gonidienschicht, diese besteht aus kleinen, rundlichen, grünen Zellen, die, ihrer Vermehrung durch Theilung ent-

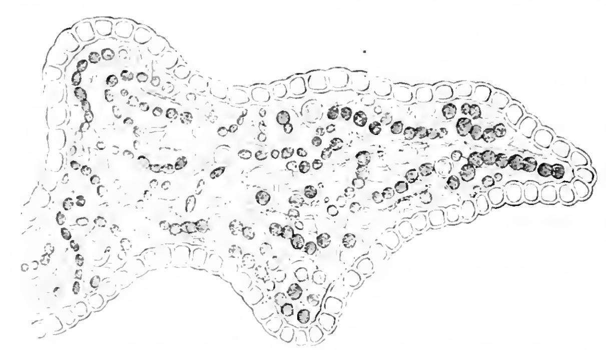


Fig. 215. Leptogium scotinum, senkrechter Durchschnitt des gallertartigen Thallus (550); eine Hautschicht umkleidet das innere Gewebe, welches der Hauptmasse nach aus form- und farbloser Gallert besteht, in welcher die gewundenen Gonidienschnüre liegen, einzelne grössere Zellen derselben sind hell; dazwischen verlaufen die dünnen Hyphen.

sprechend, kleinere Gruppen bilden; diese Gruppen selbst aber liegen in einer mantelförmigen Schicht, zwischen Mark und Rinde (vergl. den Querschnitt *B*). Hinter dem fortwachsenden Scheitel des Thallusastes liegen nur einzelne Gonidien, durch deren Theilung die Gonidienschicht später zellenreicher wird. — Es ist nun ersichtlich, dass bei Usnea barbata das Längenwachsthum, das Dickenwachsthum und die innere Differenzirung des Gewebes ganz auf Rechnung der Hyphen zu setzen ist, dass die Gonidien wie eine fremdartige Beimengung in dem Hyphengewebe sich verhalten. Dem entsprechend geht auch die Bildung neuer Zweige von den Hyphen und nicht von den Gonidien aus. Die Verzweigung kann dichotomisch sein; in diesem Falle neigen sich die Scheitelzellen der Hyphen zweien neben einander liegenden Puncten zu und wachsen dann in entsprechenden Richtungen fort, so

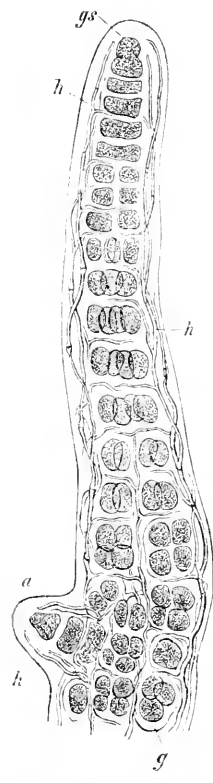



Fig. 216. Ein Zweig des Thallus von Ephebe pubescens (550); vergl. d. Text.

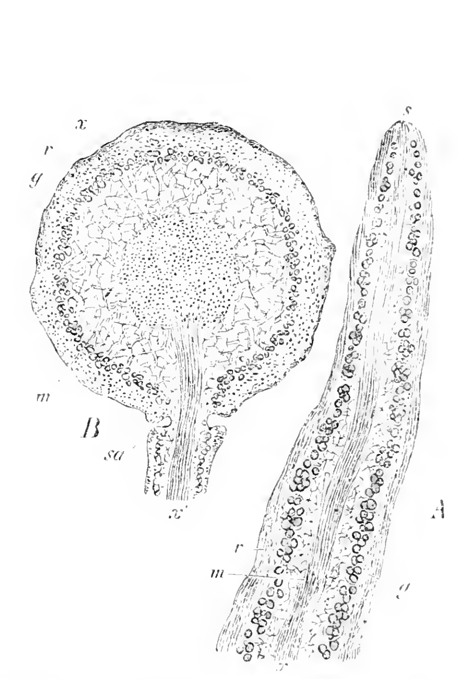



Fig. 217. Usnea barbata. *A* optischer Längsschnitt eines in Kalilösung erweichten dünnen Zweiges, *B* Querschnitt eines älteren Thallusstammes mit dem Basalstück eines Adventiv- (oder Soredial-) Astes *sa* (300); *s* Scheitel des Astes, *r* die Rinde, *x* der axile Markstrang, *m* das lockere Markgeflecht, *g* die Gonidienschicht.

dass die beiden gleichen Gabeläste einen spitzen Winkel bilden; Adventiväste entstehen seitlich hinter dem Thallusende, indem die Rindenfasern einen neuen Scheitel bilden und auswärts fortwachsen; hinter dem Scheitel des Astes finden sich auch die Gonidien ein; die Basis des Astes sendet Markfasern und einen axilen Strang in den Mutterast, so dass die homologen Gewebeformen beider sich verbinden. — Das Wachsthum der Usnea kann, abgesehen von Nebendingen, verglichen werden mit dem des sog. Stromas der Xylarien, die Gonidien treten hier als ein dem Gestaltungsprocess des Ganzen untergeordnetes Element auf. — Bei manchen Krustenflechten bildet der Thallus überhaupt keine bestimmten Umrisse, es kommt zu keiner äusseren Gliederung im bisherigen Sinne; der Thallus erscheint als ein ziemlich unregelmässiges Convolut von Gonidienhaufen und dazwischen hinwach-

senden Hyphen. Bei anderen Krustenflechten (wie Sporastatia morio, Rhizocarpon subconcentricum, Aspicilia calcarea) bildet der Thallus gelappte Scheiben, die am Rande centrifugal fortwachsend sich ausbreiten; der fortwachsende Rand besteht ganz allein aus Hyphengewebe, in welchem erst weiter einwärts näher dem Centrum an einzelnen isolirten Stellen Gonidienhaufen auftreten, die sich nach und nach verbreitern; im Umfang dieser mit Gonidien versehenen Stellen wird das Rindengewebe eingekerbt; es entstehen somit auf einem faserigen Substrat (dem sog. Hypothallus) isolirte schuppenförmige Stücke eines ächten Flechtenthallus (vergl. Schwendener in Flora, 1865, Nr. 26).

Die Sporenbildung der Flechten findet in Fruchtkörpern statt, die als Apothecien bezeichnet werden; sie gleichen den Fruchtkörpern der Discomyceten oder in anderen Fällen denen mancher Pyrenomyceten; sie entstehen im Inneren des Thallusgewebes und treten erst später über dessen Oberfläche hervor, um ihre Hymenialschicht entweder frei und flach auszubreiten (gymnocarpe Flechten), oder doch durch eine Oeffnung die Sporen nach aussen zu entlassen (angiocarpe Flechten). — Bei allen Flechten ohne Ausnahme werden die erste Anlage des Apotheciums und alle wesentlichen Theile desselben ausschliesslich von dem Hyphengewebe erzeugt; es ist allein der Pilz, der die Fructification bildet; die ernährenden Algen, d. h. die Gonidien betheiligen sich dabei gar nicht oder nur in ganz secundärer Weise, insofern das Thallusgewebe sammt seinen Gonidien das Apothecium wallartig umwächst, es gewissermassen einhüllt (wie bei Fig. 218) oder unterhalb des Apotheciums wuchert und dieses wie auf einem Stiele über den umgebenden Thallus emporhebt. — Die endogene Entstehung des Apotheciums findet nur bei Coenogonium und ähnlichen Formen eine Ausnahme, wo eine solche überhaupt nicht möglich ist, weil die Hyphen nur eine sehr dünne Schicht um die als Gonidienkörper fungirende Fadenalge bilden; gerade diese Formen zeigen, wie aus Schwendener's Untersuchungen bekannt, besonders deutlich, dass der Fruchtkörper der Flechten ausschliesslich dem Hyphengewebe angehört.

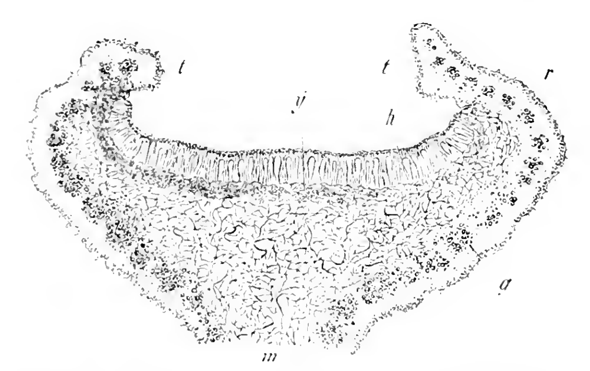



Fig. 218. Senkrechter Durchschnitt des gymnocarpen Apotheciums von Anaptychia ciliaris, etwa 50mal vergr. *h* das Hymenium, *y* Subhymenialschicht (und Excipulum); alles Uebrige gehört zum Thallus, dessen Markschicht *m*, Rinde *r*, Gonidien *g*; bei *t t* bildet der Thallus einen napfartigen Rand um das Apothecium.

Die Entwickelungsgeschichte des Apotheciums stellt der Untersuchung grosse Schwierigkeiten entgegen und ist in mehr als einem Puncte noch unklar[1]. Die erste Anlage findet bei den heteromeren Flechten unterhalb der Rindenschicht, im unteren Theil der Gonidienzone oder bei manchen Krustenflechten in dem tiefsten, dem Substrat unmittelbar angrenzenden Theil des Thallus statt, bei den homöomeren Gallertflechten und Ephebe unterhalb der Oberfläche des Thallus. Die erste Anlage des gymnocarpen Apotheciums ist bei den heteromeren Flechten ein sehr kleiner, rundlicher Knäuel ordnungslos verflochtener Hyphen, auf dessen Aussenseite sehr früh schon ein Büschel zarter Hyphen, die ersten Paraphysen, sich erhebt. Als Excipulum bezeichnen die Lichenologen eine äusserste Fadenschicht dieses Knäuels, welche das Paraphysenbüschel umgiebt und oben (nach aussen) geöffnet ist. Das weitere Wachsthum der Apotheciumanlage wird nun dadurch bewirkt, dass das Excipulum durch Einschiebung neuer Fasern seinen Umfang vergrössert, während

1) Das Folgende nach De Bary's Darstellung seiner eigenen und der Untersuchungen von Schwendener und Fuisting.

neue Paraphysen zwischen den vorhandenen und im Umfang des Buschels hervorwachsen; der Neubildung dieser Elemente folgt unmittelbar ihre Ausdehnung. Das Wachsthum wird zuerst in der Mitte des Apotheciums vollendet, am Umfang dauert es langere Zeit fort, oft noch nach dem Hervortreten des Apotheciums uber die Thallusoberfläche. Die Mutterzellen der Sporen, die Asci, entstehen nach Schwendener und Fuisting in eigenthümlicher Weise. »Schon in dem jugendlichen Knäuel und zwischen den ersten Anlagen der Paraphysen sieht man dickere protoplasmareiche, querwandlose Hyphen mit zahlreichen Verzweigungen zwischen die übrigen eingeflochten; aufrechte, zwischen den Paraphysenenden sich einschiebende Astenden dieser Hyphen werden zu den keulenförmigen Ascis, — daher Schlauchfasern, Schlauchhyphen. Die Schlauchfasern, die man den ascogenen Fäden der anderen Pilze gleich zu achten hat, sind von den Paraphysen besonders leicht zu unterscheiden dadurch, dass sich ihre Membran, nach Einwirkung von Kali, durch Jod blau färbt, während die jener farblos bleibt. Schon früh verschwinden sie aus dem unteren Theil der Apotheciumanlagen und bleiben nur in einer schmalen Schicht erhalten, welche der Oberseite des Apotheciums parallel läuft und da liegt, wo die unteren Enden der reifen Asci befestigt sind; in dieser Schicht verästeln sie sich in centrifugaler Richtung in dem Maasse, als der Rand des Excipulums wächst, und senden neue Asci zwischen die neuen Paraphysen (vergl. Fig. 204). Die ersten Asci treten im Centrum des Apotheciums auf; ein genetischer Zusammenhang zwischen den Schlauchfasern und den übrigen Hyphen ist nach Schwendener nicht zu finden, beide bilden gesonderte, nur durch einander geflochtene Systeme[1]«. Die Schicht, in

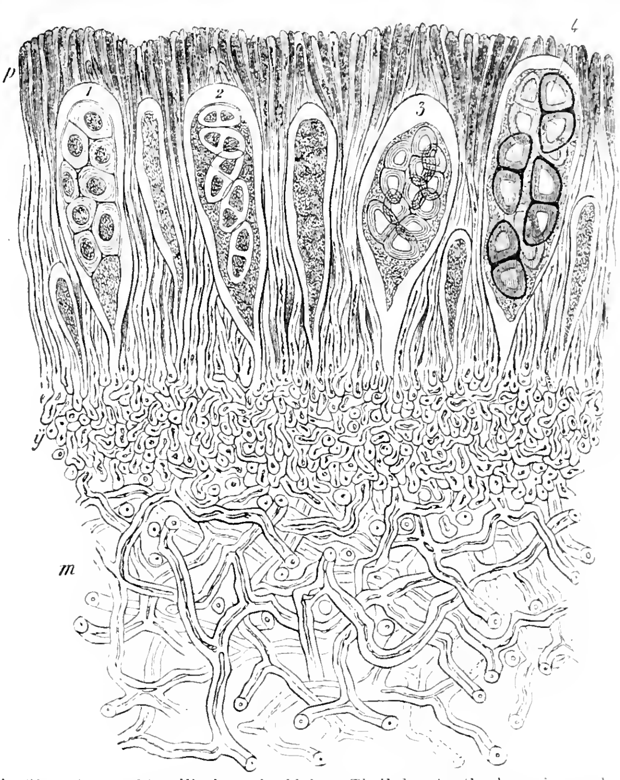


Fig. 219. Anaptychia ciliaris; ein kleiner Theil des Apotheciums im senkrechten Durchschnitt (550); m die Markschicht des Thallus; y das Hypothecium (sammt der Subhymenialschicht); p die Paraphysen des Hymeniums, deren obere Enden gebräunt sind; dazwischen die Asci in verschiedenen Entwickelungsgraden; bei 1 die jungen noch nicht septirten Sporen, 2—4 weitere Entwickelung der Sporen; das Protoplasma, in welches diese eingelagert sind, ist durch Eintrocknung der Flechte vor der Präparation zusammengezogen.

1) Nach den neuerlich bekannt gewordenen Verhältnissen bei der Fruchtbildung der Pyreno- und Discomyceten, besonders nach den neuesten Angaben Glinka-Janczewski's über Ascobolus furfuraceus (vergl. p. 310) darf man annehmen, dass die Schlauchfasern der Subhymenialschicht aus einem bis jetzt noch nicht aufgefundenen Ascogon oder Scolecit entstehen, dass also das Apothecium der Flechten durch einen Geschlechtsact entsteht, ähnlich wie die Perithecien der Pyrenomyceten und die Fruchtbecher der Pezizen und Ascobolus (vergl. die II. Aufl. dieses Buchs p. 263).

welcher die Schlauchfasern verlaufen, wird als Subhymenialschicht bezeichnet; das Hymenium selbst besteht aus den Paraphysen und den Ascis. Als Hypothecium wird die durch späteres Wachsthum oft mächtig entwickelte, unter der subhymenialen Schicht liegende Fasermasse bezeichnet; sie besteht aus Hyphen, deren Aeste im Hymenium als Paraphysen endigen, und aus den Resten des primären Knauels; sie ist im fertigen Zustand von dem Excipulum kaum noch zu unterscheiden. — Das sich vergrössernde Apothecium wölbt sich später immer mehr hervor und durchbricht die es bedeckende Thallusschicht, das Hymenium und der Rand des Excipulums treten über die Thallusfläche hervor, oder die den Umfang des Excipulums umgebende Thallusmasse erhebt sich und wächst mit diesem, einen napfartigen Rand bildend, fort. Zwischen den das Apothecium umgebenden Markhyphen treten bei vielen Flechten später zahlreiche Gonidien auf, so dass eine Gonidienzone unter dem Apothecium hinläuft. Bei Peltigera und Solorina ist schon das junge Apothecium flächenförmig ausgebreitet, seine Paraphysen ragen senkrecht gegen die Thallusfläche empor und die sie bedeckende Thallusschicht wird endlich als dünner Schleier abgehoben. Bei Bäeomyces, Calycium u. a. entwickelt sich die Basalportion des Hypotheciums zu einem hohen Stiel, der das Apothecium trägt.

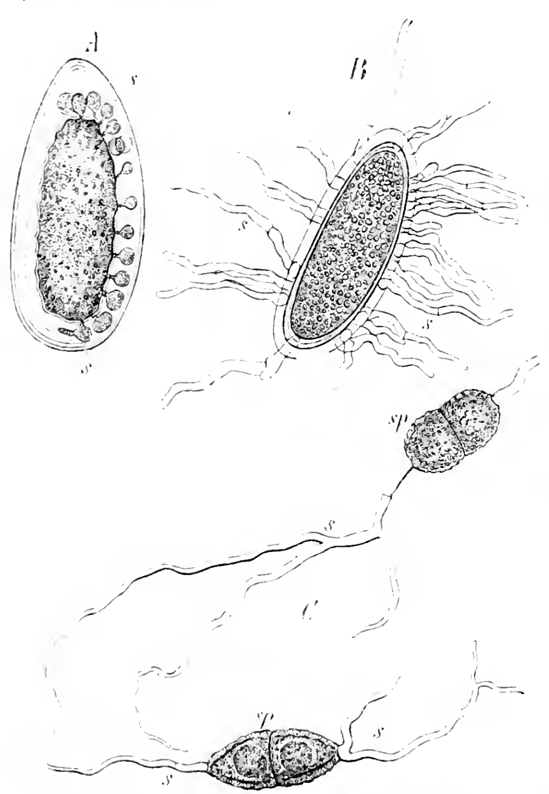



Fig. 220. Keimende Flechtensporen. A von Pertusaria communis, optischer Längsschnitt nach 31stündigem Liegen in Glycerin, s die Anfänge der Keimschläuche. — B Pertusaria lejoplaca, Spore mit zahlreichen Keimschlauchen (390) nach De Bary. — C keimende septirte Sporen von Solorina saccata (nach Tulasne).

Das Apothecium der angiocarpen Flechten ist in seiner Entwickelung und im fertigen Zustand dem Perithecium der Xylarien so ähnlich, dass hier eine eingehendere Beschreibung unterbleiben kann.

Die keulenförmigen Sporenschläuche der Flechten gleichen in jedem wesentlichen Punct denen der Pyreno- und Discomyceten; ihre Wandung ist oft sehr dick und quellungsfähig; die Sporen Fig. 219 entstehen wie dort simultan durch freie Zellbildung, indem ein oft bedeutender Theil des Protoplasma unverbraucht bleibt. Die normale Zahl der Sporen ist 8; indessen zuweilen nur 1—2 bei Umbilicaria, Megalospora, 2—3 oder 4—6 bei mehreren Pertusarien; in die Hunderte geht ihre Zahl in einem Schlauch bei Bactrospora, Acarospora, Sarcogyne. — Der Bau der Sporen ist sehr mannigfaltig, dem der Ascomyceten im Allgemeinen gleich; sehr häufig sind sie, gleich denen vieler Pyrenomyceten, septirt, mehrzellig; das Epispor meist glatt und oft verschieden gefärbt.

Die Sporen werden bei eintretender Durchfeuchtung des Hymeniums entleert; sie sind in der den Schlauch erfüllenden Flüssigkeit suspendirt und werden mit dieser durch den aufreissenden Scheitel des Ascus hinausgeschleudert, was wahrscheinlich durch den Druck der aufquellenden Paraphysen und der quellungsfähigen Haut des Schlauches selbst bewirkt wird.

Die Keimung der Flechtensporen besteht in dem Austreiben eines Hyphenschlauchs aus dem Endosporium jeder Sporenzelle; die Hyphe verästelt sich und kriecht auf dem feuchten Substrat hin. — Abweichend von allen übrigen ist die Keimung der sehr grossen Sporen einiger Gattungen: Megalospora, Ochrolechia und Pertusaria. Sie sind einfach, unseptirt, mit Oeltropfen dicht erfüllt (Fig. 220 *A*, *B*). Jede Spore treibt beim Keimen zahlreiche, bis 100 Keimschläuche, aus verschiedenen Theilen ihres Umfangs hervor. Die Bildung des einzelnen Schlauchs beginnt mit dem Auftreten einer von innen nach aussen sich erweiternden Höhlung im Endosporium, die sich mit einer sehr zarten Haut umgiebt und nach aussen schlauchförmig auswächst (Fig. 220 *A*, *B*).

Ausser den Apothecien mit keimfähigen Ascosporen sind bei den Flechten ähnlich wie bei den Ascomyceten auch Spermogonien allgemein verbreitet; gewöhnlich kommen sie auf demselben Thallus mit jenen vor; es sind Höhlungen im Thallus (Conceptacula), welche kugelig, flaschenförmig, oder hin und her gewunden und mit Sterigmen dicht ausgekleidet und fast angefüllt sind, von diesen Sterigmen werden die Spermatien in sehr grosser Zahl abgeschnürt und durch eine feine Oeffnung des Spermogoniums entleert. — Zuweilen kommen noch Conceptacula vor, in denen auf Sterigmen grössere, mehr sporenähnliche Gebilde abgeschnürt werden; derartige Behälter werden Pycniden genannt. Die Bedeutung jener wie dieser ist noch unbekannt, wahrscheinlich aber gilt von ihnen das über die gleichartigen Gebilde der Pyrenomyceten Gesagte, dass es nämlich Parasiten sind.

Neben den Sporen besitzen die meisten Flechten Organe einer sehr ausgiebigen Vermehrung in den S o r e d i e n; so nennt man nämlich einzelne Gonidienzellen oder Gonidiengruppen, welche, von Hyphen umsponnen, aus dem Thallus ausgestossen werden und im Stande sind, ohne Weiteres zu einem neuen Flechtenthallus auszuwachsen. Die Soredien

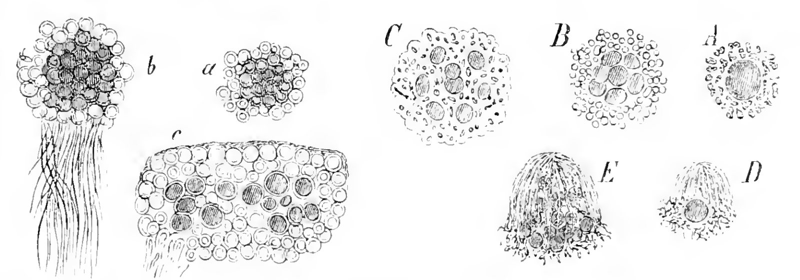



Fig. 221. *A—D* Soredien von Usnea barbata; *A* ein einfaches Soredium, bestehend aus einem Gonidium, welches von Hyphen umsponnen ist; *B* ein Soredium, dessen Gonidium sich durch Theilung vermehrt hat: *C* eine Gruppe einfacher Soredien, durch Eindringen der Hyphen zwischen die Gonidien entstanden. — *D* und *E* keimende Soredien, die Hyphen bilden einen Scheitel, die Gonidien vermehren sich; — *a—c* Soredien von Physcia parietina; *a* ein solches mit pseudoparenchymatischer Hülle; *b* die Hülle erzeugt Haftfasern; *c* ein junger Thallus, der aus einem Soredium entstanden ist (500). Nach Schwendener copirt.

treten bei den nicht gallertartigen Flechten als ein feines Pulver aus dem Thallus hervor, zuweilen dicke Polster oder Wülste bildend (Usnea, Ramalina, Evernia, Physcia, Parmelia, Pertusaria u. a.). Im heteromeren Thallus entstehen die Soredien in der Gonidienschicht, indem einzelne, oft zahlreiche Gonidien von Hyphenzweigen umsponnen werden, die sich ihnen dicht anschmiegend eine Faserhülle bilden; die Gonidien theilen sich wiederholt, und jede Theilzelle wird von Neuem umsponnen; indem dieser Vorgang sich oft wiederholt, häufen sich die Soredien in der Gonidienzone stark an, bis endlich die Rinde zerreist; auf diese Weise entleert, können sich die Soredien auch ausserhalb des Thallus noch vermehren; unter günstigen Bedingungen aber wächst entweder das einzelne Soredium oder ein Conglomerat von solchen zu einem neuen Thallus heran (Fig. 221); dies kann nach Schwendener bei Usnea barbata auch schon zu der Zeit stattfinden, wo das Soredium noch in dem mütterlichen Thallus festsitzt, wodurch sogen. Soredialäste erzeugt werden.

Wenden wir uns nun zu der Betrachtung des anderen Formelements, aus welchem neben den Pilzhyphen der Flechtenthallus sich aufbaut, zu den G o n i d i e n, so wurde schon oben

darauf hingewiesen, dass sie nichts Anderes sind, als Algen, welche von den betreffenden Ascomyceten befallen und umwachsen sind und ihnen, denen die Fähigkeit der Assimilation unorganischer Stoffe mangelt, als Ernährer dienen. Uebergehen wir die Ansichten älterer Lichenologen, die man übrigens in den hier unten zu nennenden Schriften Baranetzky's und Schwendener's ausführlich zusammengestellt findet, so ist hier zunächst hervorzuheben, dass schon De Bary (Handbuch der physiol. Botanik, II. 291) in Betreff der Gallertflechten, Epheben und ähnlicher Formen zu der Alternative kam: »Entweder sind die in Rede stehenden Lichenen die vollkommen entwickelten, fructificirenden Zustände von Gewächsen, deren unvollständig entwickelte Formen als Nostocaceen, Chroococcaceen bisher unter den Algen standen; oder die Nostocaceen und Chroococcaceen sind typische Algen: sie nehmen die Formen der Collemen, Epheben u. s. w. an, dadurch dass gewisse parasitische Ascomyceten in sie eindringen, ihr Mycelium in dem fortwachsenden Thallus ausbreiten und an dessen phycochromhaltigen Zellen öfters befestigen (Plectospora, Omphalaria). Im letzteren Fall wurden

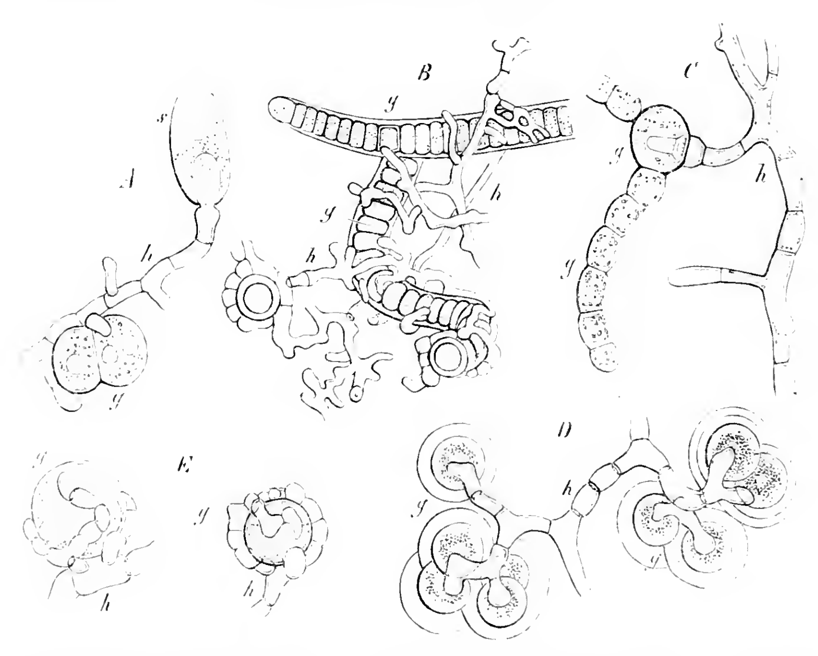



Fig. 222. Verschiedene Beispiele von Algen, welche als Flechtengonidien benutzt werden (nach Bornet). *h* bedeutet überall die Pilzhyphe, *g* das Gonidium. — *A* keimende Spore *s* von Physcia parietina, deren Keimschlauch sich auf Protococcus viridis festsetzt; *B* ein Scytonemafaden von den Hyphen des Stereocaulon ramulosum umsponnen; *C* aus dem Thallus der Flechte Physma chalaganum: in eine Zelle des Nostocfadens (Gonidium) dringt ein Zweig der Hyphe ein; *D* aus dem Thallus der Flechte Synalissa symphorea, die Gonidien sind die Alge Gloeocapsa; *E* aus dem Thallus der Flechte Cladonia furcata, Protococcus (Gonidium) von Hyphen umsponnen.

die in Rede stehenden Gewächse Pseudolichenen sein u. s. w.« Aus dem Schluss dieses Citates folgt, dass der genannte Forscher die letzte Alternative jedenfalls nicht auf die heteromeren Flechten angewendet wissen will. Bald darauf publicirten Famintzin und Baranetzky, dann dieser allein Untersuchungen über die weiteren Veränderungen, welche die Flechtengonidien erfahren, wenn sie durch Zersetzung des Hyphengewebes in Wasser frei gemacht werden. Der Letztgenannte kommt zu dem Resultat: »Die Gonidien der heteromeren, chlorophyllhaltigen Flechten (Physcia, Evernia, Cladonia), so wie der heteromeren phycochromhaltigen (Peltigera) und der Gallertflechten (Collema) sind eines ganz selbständigen Lebens ausserhalb des Flechtenthallus fähig. Mit dem Freiwerden scheinen die Flechtengonidien ihren Lebenscyclus zu erweitern: so bilden die frei vegetirenden Gonidien der Physcia, Evernia,

Cladonia Zoosporen; auch fand er einstweilen, dass sämmtliche Zellen der aus Peltigera-Gonidien gebildeten Kugeln sich später auf die Weise verändern, dass sie den Interstitialzellen eines Nostoc äusserst ähnlich werden, und er zweifle nicht, dass es in diesem Stadium Dauerzellen vorstelle. — Einige, vielleicht auch viele von den bisher als Algen beschriebenen Formen sind als selbständig vegetirende Flechtengonidien zu betrachten: so einstweilen die Formen Cystococcus, Polycoccus und Nostoc.« — Die zum Theil schon in frühere Zeit fallenden, z. Th. gleichzeitig und später fortgeführten ausführlichen Untersuchungen Schwendener's führen zu dem entgegengesetzten Schluss, dass die Gonidien in der That Algen sind, welche durch den auf ihnen schmarotzenden Pilz in ihrer Lebensweise mehr oder minder gestört werden; er hat dies zuerst unumwunden und in klarster Weise in seiner Abhandlung: »Ueber die Algentypen der Flechtengonidien« (Basel 1869) für alle Flechten ausgesprochen. In dieser denkwürdigen Arbeit, welche den Flechten fortan ihre systematische Stellung unter den Ascomyceten sichert, giebt er eine Uebersicht derjenigen Algengattungen, welche bisher als Ernährer von Flechtenpilzen, als Gonidien, erkannt worden sind:

I. Algen mit blaugrünem Inhalt (Nostochinae).

| Name der Algengruppe: | Name der Flechte, in welcher jene als Gonidien vorkommen: |
|---|---|
| 1) Sirosiphoneen . . . . . | Ephebe, Spilonema, Polychidium. |
| 2) Rivularieen . . . . . . | Thamnidium, Lichina, Racoblenna. |
| 3) Scytonemeen . . . . . | Heppia, Porocyphus. |
| 4) Nostocaceen . . . . . | Collema, Lempholemma, Leptogium, Pannaria, Peltigera. |
| 5) Chroococcaceen . . . . | Omphalaria, Euchylium, Phylliscum. |

II. Algen mit chlorophyllgrünem Inhalt.

| | |
|---|---|
| 6) Confervaceen . . . . . | Coenogonium und Cystocoleus. |
| 7) Chroolepideen . . . . . | Graphideen, Verrucarieen, Roccella. |
| 8) Palmellaceen . . . . . | Viele Strauch- und Laubflechten. |
| z. B.[1] Cystococcus humicola | in Physcia, Cladonia, Evernia, Usnea, Bryopogon, Anaptychia. |
| Pleurococcus . . . | in Endocarpogon und verschiedenen Krustenflechten. |

Den kaum begreiflichen Widerstand, den die Lichenologen der Schwendener'schen Theorie entgegenstellen, wird wohl endlich eine neue Arbeit Bornet's[2]) beseitigen, der nach sorgfältiger Untersuchung von 60 Flechtengattungen zu dem Schluss gelangt: Jedes Flechtengonidium kann auf eine Algenspecies zurückgeführt werden und die Beziehungen der Hyphe zu den Gonidien sind der Art, dass sie jede Möglichkeit, als ob eines aus dem anderen entstehe, ausschliessen, und die Theorie des Parasitismus kann davon allein eine befriedigende Erklärung geben. Bornet zeigt, dass nicht nur die dem Pilz als Ernährer dienende Alge, sondern auch der Pilz selbst durch das Convivium oft verändert wird; er zeigt genauer, als es bis dahin geschehen war, wie die Pilzhyphen sich an die Algenzellen anlegen, selbst in diese eindringen, um sie auszusaugen, wie die Häute ausgesogener Gonidien im Thallus der Flechte aufzufinden sind; er suchte nicht nur in der freien Natur Objecte, welche das Ueberfallenwerden von Algen durch Flechtenpilze und die allmälige Entstehung des Flechtenthallus beweisen, sondern er säete auch die Sporen der Flechtenpilze auf Algen[3]), um die Art, wie der Pilz die Alge befällt, zu beobachten. Von besonderem Interesse ist sein ausführlicher Nachweis, dass dieselbe Alge von sehr verschiedenen Pilzen als Gonidium benutzt wird (Chroolepus umbrinum allein ernährt 13 Gattungen, die in fünf

1) Mem. de l'Ac. imp. des sc. de St. Petersbourg. Série VII, T. XI, No. 9 und Melanges biologiques tirés du bulletin de l'Ac. imp. de St. Petersbourg. T. VI. 1867. — Auch Itzigsohn, Bot. Zeitg. 1868, p. 185.

2) Bornet: recherches sur les Gonidies des Lichens, Ann. des sc. nat. T. XVII 1873.

3) Vergl. auch Reess: Monatsberichte der Berliner Akademie 1871, October, und Schwendener: Flora 1872 Nr. 11 und 12 und Treub: bot. Zeitg. 1873. No. 46.

Flechtenfamilien gehören, wenn auch manche Flechtenpilze nur bestimmte Algen als Ernährer aufsuchen; also Verhältnisse, wie wir sie auch bei anderen Schmarotzern finden. Es kommt aber auch vor, dass derselbe Flechtenpilz verschiedene Algenformen als Gonidien sich dienstbar macht. Nicht immer wird die Alge, wenn sie von dem Pilz befallen und umsponnen ist, in ihrem Wachsthum behindert, sondern in manchen Fällen auch zu lebhafterer Wucherung angeregt. Wegen der höchst werthvollen Details muss ich jedoch auf Bornet's Abhandlung selbst verweisen.

Alle zuverlässigen Beobachtungen führen also zu dem Schluss, ein Flechtenthallus ist ein Mycelium, welches als Parasit von einer Alge ernährt wird: die Frucht der Flechte, das Apothecium, entsteht allein aus dem Mycelium, wie jede Pilzfrucht.

## B. Die Aecidiomyceten.

(Uredineen.)[1]

Halten wir uns wie bei der Characteristik der vorhergehenden Gruppen auch hier an diejenigen Formen, deren Entwickelung vollständig bekannt ist, so finden wir bezüglich der Fortpflanzungsverhältnisse und des Generationswechsels zwei extreme Fälle: im einfachsten Fall erzeugt das Mycelium einen Fruchtkörper, ein sogenanntes A e c i d i u m, welches im reifen Zustand aus einer becherförmigen Hülle (Peridie) und einem den Grund des Bechers einnehmenden Hymenium besteht, an dessen Basidien Sporen reihenweise abgeschnürt werden. Die so erzeugten Sporen (Aecidiumsporen) keimen alsbald und bilden einen kurzen, aus wenigen Gliederzellen bestehenden Faden, der bald zu wachsen aufhört, dafür aber auf kurzen dünnen Zweigen kleinere Fortpflanzungszellen, die sogen. S p o r i d i e n erzeugt, welche unter den allgemeinen Begriff der Conidien fallen, wie wir denselben bisher festgehalten haben. Der sie erzeugende Keimfaden ist ein Vorkeim oder P r o m y c e l i u m. Die Sporidien senden ihrerseits Keimschläuche, welche die Epidermiszellen der Nährpflanze durchbohren, in diese hinein, wo aus ihnen ein Mycelium entsteht, welches wieder Aecidiumfrüchte erzeugt. In diesem Falle, den wir bei Endophyllum Sempervivi vertreten finden, besteht also ein einfacher Generationswechsel, dessen Wechselgenerationen auch hier Mycelium und Frucht (Aecidium) sind, nur mit der kleinen Abweichung, dass die Fruchtsporen durch Vermittelung eines Vorkeims und seiner Sporidien das Mycelium erzeugen. — Das andere Extrem finden wir bei Aecidium Berberidis, Aecidium Leguminosarum u. a. vertreten: dort entstehen aus den Fruchtsporen (Aecidiumsporen) sofort und ohne Vermittelung eines Promyceliums neue Mycelien, welche aber nicht Aecidiumfrüchte, sondern auf polsterartig dichtgedrängten Basidien rundliche, sofort keimfähige Conidien (die sogen. Uredosporen) erzeugen, durch welche das Mycelium sich während der Vegetationsperiode vielfach regenerirt: erst später entstehen in den als Uredo bezeichneten Generationen Fortpflanzungszellen anderer Art, die sog. Teleutosporen, welche erst im folgenden Frühjahr keimen und zwar Promycelien bilden, aus deren Sporidien nun erst diejenigen Mycelien entstehen, die wieder Aecidiumfrüchte bilden.

1) Tulasne: Ann. des sc. nat. 3e série T. VII, 4e série T. II. — De Bary: Ann. des sc. nat. 4e série T. XX und Monatsber. der Berliner Academie 1865. — Oersted: bot. Zeitg. 1865, p. 291. — Reess: die Rostpilzformen der deutschen Coniferen. Halle 1869 (Abh. der naturf. Gesellsch. Bd. XI). — Oersted's System der Pilze, Lichenen und Algen, deutsch von Grisebach und Reinke. Leipzig 1873, p. 19 ff.

Vergleichen wir diesen zweiten Fall mit dem ersten, so zeigt sich, dass hier zwischen die Bildung der Fruchtspore und die des Promyceliums verschiedene Myceliumgenerationen eingeschaltet sind, welche besondere Vermehrungsorgane, die Uredosporen und Teleutosporen bilden.

Ein Sexualact ist auch bei diesen genau bekannten Formen der Aecidiomyceten noch nicht beobachtet; halten wir uns aber an die allgemeine Regel, dass bei den Thallophyten, wie den Kryptogamen überhaupt, die complicirtest gebaute Entwickelungsform aus dem Sexualact hervorgeht, und nehmen wir an, dass ein solcher überhaupt hier stattfindet, so werden wir die Aecidiumfrucht als die sexuell erzeugte Entwickelungsform ansprechen dürfen[1]; die Aecidiumfrucht entspricht dann dem Perithecium der Ascomyceten, die Aecidiosporen den Ascosporen derselben; die sog. Uredosporen und Teleutosporen erscheinen als verschiedene Conidienformen. Sollten sich aber diese immerhin sehr wahrscheinlichen Annahmen durch weitere Beobachtungen rechtfertigen, so leuchtet ein, dass die Benennung der Gattungen nicht nach den Teleutosporenformen, sondern nach den Aecidienformen zu wählen ist; die bisherige Gattung Puccinia wird als Aecidium, die Gattung Gymnosporangium als Roestelia u. s. w. zu restituiren sein, in demselben Sinne, wie man bei den Ascomyceten nicht die Conidien, sondern die Sporocarpien als Ausgangspuncte der systematischen Bestimmung nimmt.

Dass die sogen. Uredosporen und Teleutosporen eben nur verschiedene Conidienformen sind, wird auch durch ihren Mangel oder ihr Vorhandensein, je nach der Gattung und Species ähnlich wie bei den Ascomyceten bestätigt. Beide fehlen bei Endophyllum, die Uredosporen fehlen bei Roestelia, beide sind vorhanden bei Aecidium Berberidis und Aecidium Leguminosarum.

Die hier geltend gemachte Anschauungsweise stützt sich ausschliesslich auf die genau bekannten Arten; viel grösser ist aber die Zahl derjenigen Formen, deren Entwickelung nur lückenhaft bekannt ist: so kennt man bei einer Reihe von Formen bis jetzt nur die Aecidiumfrüchte (z. B. Aecidium elatinum, Pini, abietinum u. a.), ohne dass ihre Regeneration aus Aecidiumsporen allein festgestellt wäre; ebenso sind bei anderen nur die Teleutosporen bekannt (z. B. Chrysomyxa, Puccinia Dianthi, compacta), bei noch anderen nur die Uredosporen (Caeoma pinitorquum); nur Uredo- und Teleutosporen sind (ohne Aecidiumfrüchte) bei Melampsora und Coleosporium bekannt; die letztgenannten Fälle erinnern an Penicillium und Eurotium, wo früher ebenfalls nur die Conidien, nicht aber die ächten Früchte bekannt waren; nur besteht der Unterschied, dass hier zweierlei Conidienformen auftreten. Wie Penicillium und andere Ascomyceten, können sich auch gewisse Aecidiomyceten, wie es scheint, durch viele Generationen nur aus ihren Conidien (den Uredo- und Teleutosporen) regeneriren, ohne dass der Abschluss der Entwickelung durch eine ächte Frucht (Aecidium) erreicht wird.

Wie die Fruchtbildung vieler Ascomyceten ist auch die der Aecidiomyceten von eigenthümlichen, fruchtähnlichen Gebilden, den Spermogonien, begleitet, deren Bedeutung aber hier ebensowenig wie dort bekannt ist. Gewöhnlich erscheinen sie unmittelbar vor den Aecidienfrüchten in deren Nähe auf den Blättern der Nährpflanze; sie entleeren kleine, abgeschnürte Conidien (Spermatien), deren

---

[1] Worauf ich bereits in der ersten Aufl. dieses Buches 1868 hingewiesen habe; auch Oersted l. c. und Brefeld sind dieser Ansicht.

etwaiger Eintritt in den Entwickelungskreis der Aecidiomyceten durchaus unbekannt ist. Am wahrscheinlichsten wäre wohl auch hier die Annahme, dass es Parasiten sind, wogegen freilich die ausserordentliche Constanz ihres Auftretens spricht.

Die Aecidiomyceten bewohnen ausschliesslich lebende Phanerogamen, meist Stengel und Blätter, aber auch die lebendige Rinde von Bäumen (Coniferen); die Ausbreitung ihres Myceliums in den Zwischenzellgängen der Nährpflanze lässt diese oft ganz ungestört, in anderen Fällen wird sie dadurch deformirt (z. B. Aecidium elatinum, welches die sogen. Hexenbesen der Tannen verursacht); zuweilen bleibt das Mycelium auf engumschriebene Stellen der Nährpflanze beschränkt (Aecidium Leguminosarum u. a.), häufiger verbreitet es sich weithin in der Nährpflanze (Aecidium Euphorbiae cyparissiae, Endophyllum Sempervivi). — Die Früchte sowohl wie die Conidienformen (Uredo- und Teleutosporen) werden unter der Epidermis der Nährpflanze erzeugt, um erst bei ihrer Reife dieselbe durchbohrend hervorzutreten.

Einige der genau bekannten Formen mit Conidien benutzen für alle ihre Entwickelungszustände dieselbe Nährpflanze, so z. B. Aecidium Leguminosarum und Trogopogonis; bei anderen dagegen gelangen die verschiedenen Fortpflanzungsformen nur auf verschiedenen Nährpflanzen zur Entwickelung; so bilden sich z. B. die Aecidiumfrüchte von Aec. Berberidis nur auf den Blättern der Berberis (vulgaris), während die Uredosporen und Teleutosporen nur auf Gräsern vorkommen; ebenso entstehen die grossen Aecidienfrüchte der Roestelia cancellata nur auf den Blättern der Pomaceen, während ihre Teleutosporen nur auf Juniperus-Arten vorkommen. Derartige Formen werden als heteroecische (metoecische) im Gegensatz zu den erstgenannten (autoecischen) bezeichnet.

Die von dem Promycelium erzeugten Sporidien, mag jenes aus den Fruchtsporen (Endophyllum) oder aus Teleutosporen entspringen, treiben ihre Keimschläuche die Epidermiswände durchbohrend ins Innere der Nährpflanze, während die aus den Aecidiumfrüchten und aus Uredosporen entspringenden Keimschläuche auf der Epidermis der Nährpflanze hinkriechen, bis sie eine Spaltöffnung finden, um durch diese in die Intercellularräume zu gelangen. Von dieser allgemeinen Regel macht Endophyllum Sempervivi nur insofern eine Ausnahme, als seine Fruchtsporen Promycelien erzeugen und Puccinia Dianthi, insofern die aus dem Promycelium der Teleutosporen entstandenen Sporidien ihre Keimschläuche in Spaltöffnungen eintreiben.

Die Uredosporen sowohl wie die Teleutosporen entlassen ihre Keimschläuche aus vorgebildeten Keimstellen, wo die cuticularisirte Aussenhaut (das Exosporium) fehlt oder sehr dünn ist; bei ersteren finden sich 3—6 solche Löcher im Aequator jeder Uredospore, bei den Teleutosporen je eines in einer Zelle; die Teleutosporen sind vereinzelt (bei Uromyces), oder zu zwei (bei Puccinia), zu drei (bei Triphragmium), oder zu vier (bei Phragmidium) verbunden; gewöhnlich keimen sie erst nach längerer Ruhezeit im Frühjahr, (doch zuweilen auch unmittelbar nach ihrer Entstehung (Roestelia, Puccinia Dianthi).

Zur ausführlicheren Darstellung der Entwickelung wähle ich den Pilz, dessen Uredoform die sogen. Rostkrankheit des Getreides veranlasst, das Aecidium Berberidis, bisher als Puccinia graminis bezeichnet.

Auf den Blättern von Berberis vulgaris findet man im Frühjahr angeschwollene gelbliche Stellen, zwischen deren Parenchymzellen feine Myceliumfäden dichte Geflechte bilden (Fig. 223 *A* und *I* die zwischen den Zellen liegende hier punctirte Substanz); in diesen angeschwollenen Stellen finden sich die Spermogonien, welche etwas früher auftreten, und die Aecidien. Die Spermogonien (*I, sp*) sind urnenförmige Behälter von einer Hyphenschicht als Hülle umschlossen; haarähnliche Fäden, welche die Höhlung auskleiden, ragen aus der Oeffnung der Spermogonien, die Epidermis des Blattes durchbrechend, pinselähnlich hervor; der Grund der Spermogonien ist mit kurzen Hyphenzweigen bedeckt, deren Enden zahlreiche, sehr kleine, sporenähnliche Körnchen, die Spermatien, abschnüren; dass über

ihre Bedeutung für die weitere Entwickelungsgeschichte unseres Pilzes nichts bekannt ist, wurde schon erwähnt. Später erscheinen meist auf der Unterseite der Blätter die Aecidiumfrüchte (*I a, a*), welche anfangs unter der Epidermis des Blattes liegen, wo sie einen knolligen, parenchymähnlichen Körper darstellen (*A*), der ebenfalls von einer Hülle feiner Hyphen umgeben ist. Im entwickelten Zustande durchbricht die Aecidiumfrucht die Blattepidermis und bildet einen offenen Becher, dessen Wandung (Peridie *p*) aus einer Schicht hexagonaler Zellen besteht, die reihenweise geordnet sind und an der Basis des Bechers von basidienartigen Hyphenzweigen erzeugt werden. Der Grund des Bechers wird von einem Hymenium eingenommen, dessen Hyphen ihre Spitze nach aussen kehren und beständig neue Sporen abschnüren, die, durch gegenseitigen Druck anfangs polyëdrisch, sich später abrunden und an der Oeffnung des Bechers auseinanderfallen (*I, a*); die Peridie selbst erscheint als eine peripherische Schicht derartiger Sporen, die aber verbunden bleiben; sie sowohl wie die Sporen enthalten rothe Körnchen. — Die auf den Berberisblättern erzeugten Aecidiensporen entwickeln nur dann ein Mycelium, wenn die Keimung auf der Oberfläche eines **Grasblattes** oder Stengels (z. B. von Triticum, Secale) stattfindet. In diesem Falle dringen die Keimschläuche durch die Poren der Spaltöffnungen ein, und das im Parenchym der Graspflanze erzeugte Mycelium bringt binnen 6—10 Tagen die Uredosporen hervor (*III, ur*), welche in polsterartigen Myceliumknoten unter der Epidermis auf dicht gedrängten, nach aussen gerichteten Zweigen (Basidien) entstehen. Sie enthalten ebenfalls rothe Körnchen und sind auf den Blättern und Spitzen der Gräser als lange, schmale, rothe Wülste mit unbewaffnetem Auge sichtbar. Diese Uredosporen werden nach Zerreissung der Epidermis ausgestreut und keimen nach einigen Stunden auf der Oberfläche von Gräsern (Fig. 224 *D*); nur in diesen bilden sie neue Mycelien, aus denen in 6—10 Tagen wieder Uredolager entstehen; auch diese entsenden ihre Keimschläuche durch die Spaltöffnungen ins Innere. Während auf diese Weise der Pilz in seiner Uredoform während des Sommers auf Graspflanzen sich in vielen Generationen vermehrt, beginnt in den älteren Uredolagern die Bil-

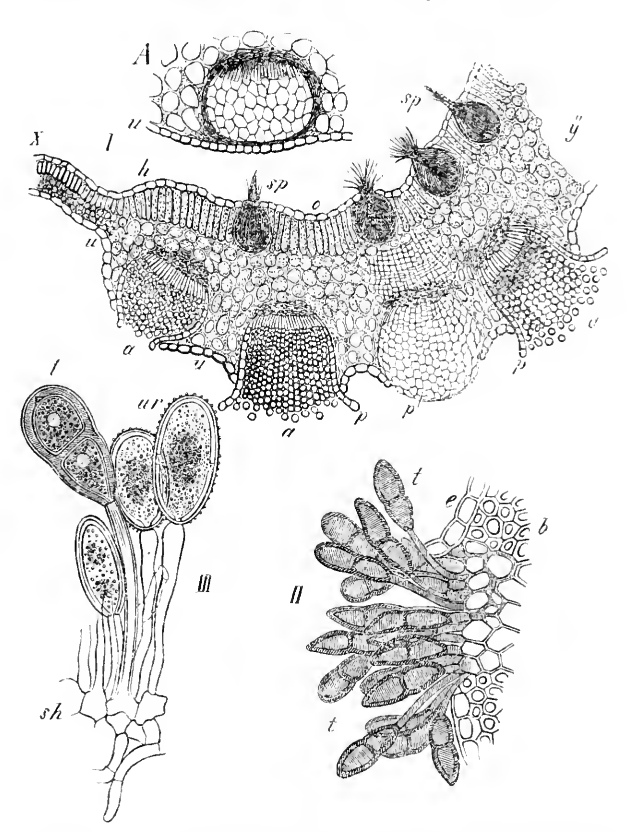



Fig. 223. Puccinia graminis: *A* Theil eines Blattquerschnittes von Berberis vulgaris mit einer jungen Aecidiumfrucht; *I* Blattquerschnitt von Berberis mit Spermogonien *sp* und Aecidiumfrüchten *a*; *p* deren Peridium; zwischen *u* und *y* ist das Blatt monströs verdickt, bei *x* seine natürliche Dicke; *II* ein Teleutosporenlager auf einem Queckenblatt, *e* dessen zerrissene Epidermis, *b* dessen subepidermale Fasern; *t* Teleutosporen; *III* Theil eines Uredosporenlagers mit Uredosporen *ur* und einer Teleutospore *t*; *sh* subhymeniale Hyphen. (*A* und *I* nach der Natur, *II, III* nach De Bary).

dung einer neuen Conidienform; es werden neben den rundlichen Uredosporen auch lange zweizellige Conidien, die Teleutosporen erzeugt (*III*, *t*); später hört in den Uredolagern die Bildung der Uredosporen ganz auf, es werden nur Teleutosporen gebildet (*II*), und damit schliesst die Vegetationsperiode. Die Teleutosporen überdauern an den Grashalmen den Winter und keimen erst im Frühjahr: sie treiben aus ihren beiden Zellen kurze, septirte Keimschläuche, die Promycelien (Fig. 224 *A*, *B*), an deren Endgliedern auf dünnen Zweigen sofort die Sporidien erzeugt werden. Diese Sporidien aber entwickeln nur dann ein neues Mycelium, wenn sie auf der Oberfläche von Berberisblättern keimen; ihre Keimung unterscheidet sich aber noch von der der anderen Sporenformen dadurch, dass der Schlauch, ähnlich wie bei den Peronosporen, sich in die Epidermiszelle einbohrt (*C*, *sp* und *i*), diese durchsetzend ins Parenchym gelangt und dort ein Mycelium bildet, welches die Intumescenz des Blattes, von deren Betrachtung wir ausgingen, hervorruft; dieses Mycelium erzeugt nun wieder Aecidiumfrüchte (und Spermogonien).

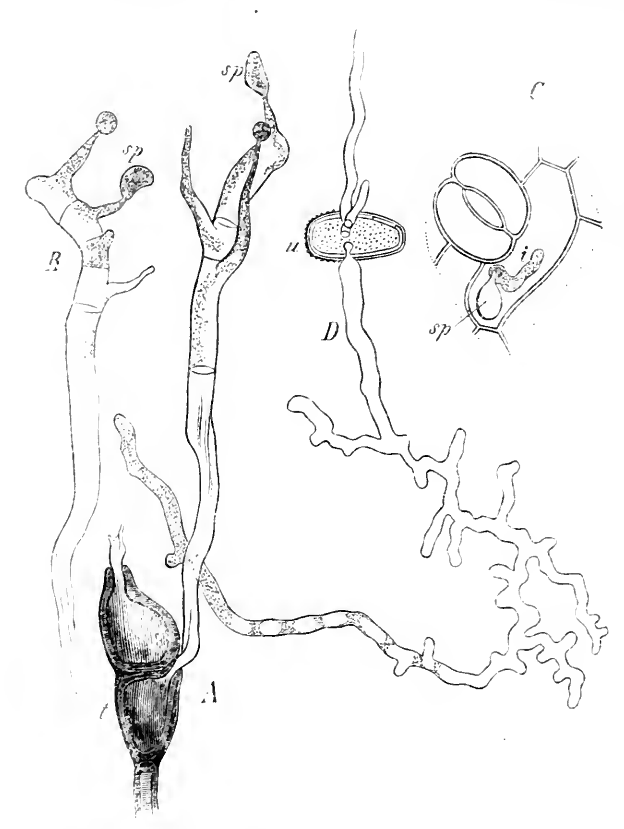



Fig. 224. Puccinia graminis: *A* keimende Teleutospore *t*, deren Promycelium die Sporidien *sp* bildet; *B* ein Promycelium (nach Tulasne); *C* ein Stück Epidermis der unteren Blattfläche von Berberis vulgaris mit einer keimenden Sporidie *sp*, *i* der eingedrungene Schlauch derselben; *D* eine keimende Uredospore 11 Stunden nach der Aussaat (nach De Bary l. c.).

Der Gattung Roestelia fehlen die Uredosporen; ihre Aecidiumfrüchte, welche im Juli und August auf den Blättern, Blattstielen und Früchten der Pomaceen (Pyrus, Cydonia, Sorbus) erscheinen, haben die Form von langhalsigen Flaschen, die sich oben oder seitlich durch Schlitze öffnen und bis 8 Mill. hoch werden. Die in ihnen enthaltenen Sporenketten zeigen die auch sonst vorkommende Eigenthümlichkeit, dass zwischen je zwei Sporen eine sterile, später zu Grunde gehende Zelle liegt. Die zu den Roestelien gehörigen Teleutosporenlager (früher als Gymnosporangium bekannt) erscheinen vor den Aecidiumfrüchten im Frühling auf Juniperusarten in Form kugeliger, kegelförmiger, keuliger, zungenförmiger, kamm- und bandförmiger, gelb oder braun gefärbter Gallertmassen; sie bestehen aus dichtgedrängten Basidien, die aus dem unter der Epidermis der Blätter und in der Rinde der Zweige verbreiteten Mycelium entspringen und die Teleutosporen erzeugen, welche denen von Aec. Berberidis ähnlich sind und gleich diesen bei der Keimung Promycelien erzeugen, deren Sporidien wieder auf Pomaceenblättern die Roestelia mit Aecidiumfrüchten hervorbringen.

Anhang. Unter dem gemeinsamen Namen der Hypodermier vereinigte De Bary die Uredineen mit den Ustilagineen, die aber, wie es scheint, keine nähere Verwandtschaft mit

ihnen haben. Die Ustilagineen (Brandpilze) schmarotzen im Gewebe der Phanerogamen, zumal der Gräser, in denen ihr Mycelium sich, ohne anfangs wesentlichen Schaden zu verursachen, ausbreitet. Erst bei der Fructification, die in der Bildung kugeliger, dunkel gefärbter Sporen besteht, wird der Pflanzentheil, in welchem dies eintritt, sehr deformirt, meist blasig aufgetrieben, das ganze innere Gewebe durch schwarzes Sporenpulver verdrängt; so werden die Maiskörner von Ustilago Maidis in nussgrosse Blasen verwandelt, die endlich platzend das Sporenpulver entlassen; die vom Steinbrand befallenen Weizenkörner sind ganz von den Sporen der Tilletia caries erfüllt. — Die Keimschläuche der Sporen dringen zur Zeit der Keimung des Getreides in dieses ein und das Mycelium wächst in diesem fort, bis es in den Aehren zur Sporenbildung kommt.

## C. Die Basidiomyceten[1].

Obgleich in diese Abtheilung die grössten und schönsten Pilze gehören, so ist doch gerade bei ihnen die Entwickelung noch sehr lückenhaft bekannt. Mit Bestimmtheit weiss man im Grunde nur, dass die an den grossen, aus massivem Hyphengewebe bestehenden Pilzkörpern entstandenen Basidiosporen keimen, Mycelien erzeugen und dass später aus diesen Mycelien wieder fertile Pilzkörper entstehen. Ob das Mycelium Sexualorgane bildet und durch diese die Pilzkörper erzeugt werden, ist nicht beobachtet; wenn man jedoch die bei den Ascomyceten, zumal den Discomyceten bekannten Verhältnisse in Betracht zieht, so ist es wenigstens sehr wahrscheinlich, dass die die Sporen erzeugenden Pilzkörper als die Früchte zu betrachten sind, die ihre Entstehung den noch nicht beobachteten Sexualorganen des Myceliums verdanken. Mag dem nun sein wie ihm will, jedenfalls gliedert sich auch hier der ganze Entwickelungsprocess in zwei Hauptabschnitte, deren erster das aus den Sporen hervorgehende fädige Mycelium ist, während der zweite einen meist aus massivem Gewebe bestehenden Fruchtkörper darstellt, der gleichzeitig sehr viele Sporen bildet; bis auf Weiteres werden wir diese Sporen den Carposporen der Ascomyceten als gleichwerthig betrachten dürfen. Andere Fortpflanzungsorgane, als diese, sind bei den Basidiomyceten kaum mit Sicherheit bekannt (man vgl. darüber De Bary l. c.)

Bei der ungemein weitgehenden Verschiedenheit der äusseren Form und des inneren Baues der Fruchtkörper folgt doch die Sporenbildung derselben einem gemeinsamen Typus: gewisse Zweige der fertilen Hyphen schwellen keulenförmig an und werden so zu Sporenträgern: Basidien. Jedes Basidium erzeugt gleichzeitig zwei oder mehr, meist vier (oder acht) Sporen; zu diesem Zweck wachsen aus ihm dünne, anfangs papillenähnliche kleine Sprosse hervor, welche am freien Ende je eine kugelige oder länglichrunde Anschwellung bilden: indem sich diese mit festerer Haut umgiebt, stellt sie die noch auf ihren dünnen Stielchen sitzende Spore dar, die endlich abfällt.

Die Basidien werden gleichzeitig in sehr grosser Zahl erzeugt und stehen dann meist dichtgedrängt parallel neben einander; auf diese Art entstehen Hymenien, welche bei den Hymenomyceten zwischen den Basidien auch unfruchtbare Schläuche (Paraphysen) enthalten (ähnlich wie die der Discomyceten). Je nachdem die Hymenien freie Aussenflächen des Fruchtkörpers bekleiden, oder im Inneren derselben Höhlungen des Gewebes umschliessen oder sonst wie im Inneren angeordnet sind, unterscheidet man gymnocarpe und angiocarpe Formen.

---

1) Vergl. De Bary: Morphologie und Physiol. der Pilze, Flechten und Myxomyceten. Leipzig 1866.

Die Mehrzahl der Basidiomyceten bewohnt Humus und humöse Erde, oder ihr Mycelium siedelt sich in altem Holz, in der Rinde dicker lebender Baumstämme an; die kleinen Formen benutzen abgefallene Blätter, verwesende Zweige u. dgl. als Substrat. Seltener sind ächte Schmarotzer auf lebenden Pflanzentheilen.

Das Folgende mag dazu dienen, einige der verschiedensten und morphologisch wichtigsten Formen der Fruchtkörper hervorzuheben:

1) Die einfachste Form der Fruchtbildung zeigt *Exobasidium Vaccinii*[1], dessen Mycelium in den Blättern und Stengeln von Vaccinium vitis idaea schmarotzt; an der Oberfläche der befallenen Organe bildet das Mycelium unmittelbar ein Hymenium aus dicht beisammenstehenden viersporigen Basidien.

2) Die *Gallertpilze* (*Tremellineen*), auf abgestorbenem Holz oder alten lebenden Baumstämmen wachsend, bilden Fruchtkörper von gallertartiger Consistenz und oft unbestimmter Form, meist gyröse, dicke Häute darstellend. In der Gallert verlaufen die dünnen Hyphen, welche an der Oberfläche die Hymenien bilden. Die Sporenbildung ist complicirter als bei den anderen Basidiomyceten[2].

3) Unter den *Hymenomyceten* sind die bekanntesten und häufigsten die sogenannten Hutpilze. Das Gebilde, welches man hier gewöhnlich als den Pilz oder Schwamm bezeichnet,

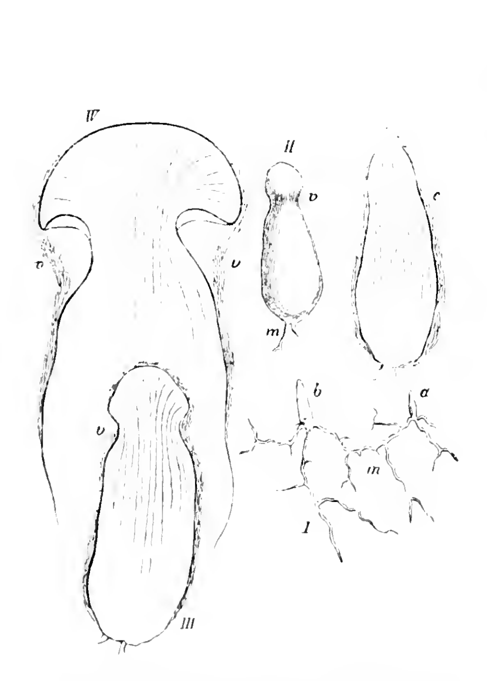



Fig. 225. Agaricus variecolor; *I* Mycelium (*m*) mit jungen Fruchtträgern *a* und *b* (natürl. Grösse); *c* einer dieser letzteren im Längsschnitt vergr.; *II* ein älterer Fruchtträger mit beginnender Hutbildung, in *III* derselbe längs durchschnitten; *IV* ein weiter fortgeschrittener Hut; *v* das Velum. — Die Linien in den Längsschnitten bezeichnen den Verlauf der Hyphen.

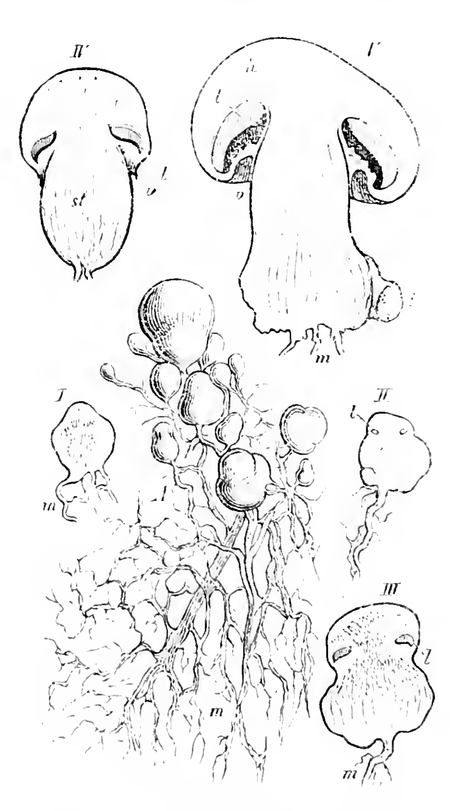
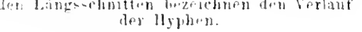



Fig. 226. Agaricus campestris, natürl. Grösse (siehe den Text).



1) Woronin in Berichten der naturf. Gesellsch. in Freiburg. Bd. IV. 1867.

2) Vergl. Tulasne: Ann. des sc. nat. 3e série T. XIX.

ist der Fruchtträger, der aus einem im Boden, Holz oder sonstwie vegetirenden Mycelium hervorsprosst. Gewöhnlich, aber nicht immer, ist der Hut gestielt; auf der Unterfläche des Hutes liegt die Hymenialschicht auf mannigfach gestalteten Vorsprüngen der Hutsubstanz; bei der Gattung Agaricus sind diese Vorsprünge zahlreiche, radial vom Stielansatz zum Hutrande laufende, senkrecht hängende Lamellen, bei Cyclomyces bilden derartige Lamellen concentrische Kreise, bei Polyporus, Daedalea sind sie netzartig unter einander verbunden, bei Boletus bilden sie dicht gedrängte, senkrecht stehende Röhren, die bei Fistulina einzeln stehen; bei Hydnum ist die Unterseite des Hutes mit herabhängenden weichen Stacheln, wie mit Eiszapfen, besetzt, deren Oberfläche das Hymenium trägt u. s. w. — In vielen Fällen ist der Fruchtkörper nackt, in anderen ist die Unterseite des Hutes mit einer später zerreissenden Haut überspannt (Velum partiale), oder Hut und Stiel sind in eine solche eingehüllt (Velum universale), oder endlich bei wenigen Arten (Amanita) ist beides vorhanden. Diese Schleierbildungen hängen mit dem Gesammtwachsthum des ganzen Fruchtkörpers zusammen; die nackten Hüte sind ihrer Entstehung nach gymnocarp, die beschleierten machen den Uebergang zu den angiocarpen Fruchtkörpern der Gastromyceten. — Agaricus variecolor (Fig. 225) ist gewissermassen eine Mittelbildung zwischen nacktem und mit Velum universale versehenem Hut. Der Fruchtkörper entsteht hier als ein schlanker Kegel auf dem Mycelium (*a* u. *b*), der aus parallelen, am Gipfel fortwachsenden Hyphen besteht (*c*); schon frühzeitig ist eine äussere Hyphenschicht vorhanden, die den ganzen Körper als lockere Hülle umgiebt; später hört das Spitzenwachsthum auf; die Hyphenzweige des Pilzes wenden sich unterhalb des Gipfels auswärts (*II, III*) und bilden so den Hut (*IV*), dessen Rand centrifugal fortwächst; auf seiner Unterfläche treten die Lamellen hervor; indem der Hutrand sich vom Stiele entfernt, wird die lockere peripherische Hyphenschicht hier ausgespannt (*v* in *IV*) und bildet ein rudimentäres Velum universale. — Ein Beispiel für die Entstehung eines gestielten Hutes mit Velum partiale bietet der bekannte Champignon (Agaricus campestris). Fig. 226 zeigt in *A* ein kleines Stück des sehr ausgebreiteten, netzartig anastomosirenden Myceliums (*m*), aus welchem zahlreiche Fruchtkörper hervorsprossen; diese sind anfangs birnförmige solide Körper (*I*), aus gleichartigen jungen Hyphen zusammengesetzt; schon früh weicht das Hyphengewebe, unter dem Gipfel eine ringförmige Luftlücke bildend (*II, l*), aus einander; mit dem Wachsthum des ganzen Körpers vergrössert sich auch diese Lücke, deren obere Wand die Unterseite des Hutes darstellt, aus welcher die radialen Hymeniumlamellen abwärts hervorwachsen (*III, l*) und die Luftlücke ausfüllen. Von der Basis des Strunkes laufen die Hyphen zum Hutrande, die äussere Wand der Luftlücke bildend; das im Centrum der letzteren liegende Gewebe verlängert sich zum Stiel (*st IV*), während der Hutrand sich immer weiter von diesem entfernt; dadurch werden die unter der die Lamellen enthaltenden Luftlücke liegenden Hyphen ausgedehnt, sie trennen sich von unten aufwärts vom Stiel und bilden nun eine Haut (*V, v*), welche vom oberen Theile des Stiels unter den Lamellen hin zum Hutrande verläuft, in welchen hinein ihre Hyphen sich fortsetzen. Wenn endlich durch Streckung des Gewebes der Hut sich horizontal ausbreitet, so reisst die Haut (das Velum) von seinem Rande ab und hängt wie eine Manchette am Stiel herab.

Das Hymenium überzieht, wie schon erwähnt, die Oberfläche der lamellenformigen, zapfenartigen, röhrenähnlichen u. s. w. Hervorragungen der Unterseite des Hutes. Ein tangentialer Durchschnitt des letzteren giebt in allen drei Fällen beinahe dasselbe Bild, wie Fig. 227, welches nach Agaricus campestris entworfen ist; *A* zeigt ein Stück einer tangential herausgeschnittenen Scheibe des Hutes, *h* Hutsubstanz, *l* die Lamellen; in *B* ist ein Stück einer Lamelle etwas stärker vergrössert, um den Hyphenverlauf zu zeigen; der Körper der Lamelle (die sog. Trama *t*) besteht aus langgliederigen Zellreihen, die von der Mittelfläche aus nach der rechten und linken Fläche hin divergiren; dort werden die Hyphenglieder kurz, rund, sie bilden die subhymeniale Schicht (*sh* in *B* und *C*); aus diesen kurzen Gliedern entspringen dicht gedrängt und senkrecht auf der Aussenfläche der Lamelle die keulenförmigen Schläuche *q*, welche zusammen die Hymenialschicht darstellen (*hy* in *B*).

Viele dieser Schläuche bleiben steril und werden Paraphysen genannt, andere bilden die Sporen, es sind die Basidien. Jedes Basidium erzeugt hier nur zwei, bei anderen Hymenomyceten meist vier Sporen. Das Basidium treibt zunächst ebenso viel dünne Zweige (s'), als Sporen entstehen sollen; jeder dieser Zweige schwillt am Ende an, diese Anschwellung vergrössert sich und wird zur Spore (s'', s'''), welche abfallend den Stiel, auf dem sie sass, zurücklässt (s'''').

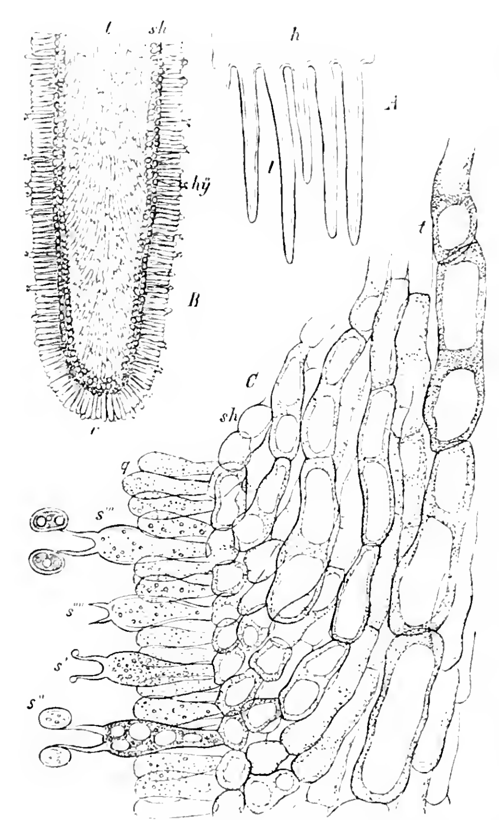


Fig. 227. Agaricus campestris, Bildung des Hymeniums, A und B schwach vergr. C ein Theil von B 550mal vergr. Die feinpunctirte Substanz ist Protoplasma.

Ueber die Gewebebildung dieser Gruppe will ich nur noch die eine Bemerkung beifügen, dass im Fruchtkörper mancher Agaricinen (Lactarius), einzelne, vielverzweigte Hyphen sich in Milchsaftgefässe umbilden, aus denen bei Verletzung grosse Massen von Milchsaft ausfliessen.

4) Die *Gastromyceten* stimmen in der Sporenbildung mit den vorigen überein (oft werden acht Sporen auf einem Basidium erzeugt), ihre Fruchtkörper sind aber sämmtlich angiocarp, die Hymenien werden im Innern der anfangs meist kugeligen oder doch äusserlich nicht gegliederten Fruchtkörper gebildet; durch merkwürdige Differenzirungen der Gewebeschichten und Wachsthum gewisser Hyphencomplexe aber, oder doch durch blosses Aufspringen der äusseren Schicht (Peridie) werden die Sporen ausgestreut. Das Wesen dieser Vorgänge, die in ihrer äusseren Erscheinung ungemein mannigfaltig sind, wird durch zwei Beispiele begreiflich werden. Von den zierlichen Nidularieen wähle ich das erste Beispiel, Crucibulum vulgare[1]. Das Mycelium bildet einen kleinen weissen Flocken verzweigter Hyphen, die oberflächlich auf Holz hinkriechen. In der Mitte des Flockens verflechten sie sich zu einem rundlichen, dichten Knötchen, der Anlage des Fruchtkörpers; durch Einschiebung neuer Hyphenzweige wächst die Kugel und nimmt nach und nach cylindrische Form an. Die äusseren Fäden des kugeligen Convoluts bilden schon frühzeitig auswärts gerichtete, verzweigte, gelbbraune Aeste, die eine dichte Behaarung darstellen. Während die Kugel sich zum Cylinder umformt, entsprossen ihr zahlreiche braune, auswärts gerichtete Fäden (Fig. 228 rf), die eine festgeflochtene Schicht, die äussere Peridie, und ausserhalb derselben eine dichte Masse radialer Haare bilden. Während sich die Zellwände dieser Theile dunkel färben, bleibt das innere Gewebe farblos (A), sein Scheitel verbreitert sich, die Haare treten hier aus einander, die äussere Peridie hört an der Scheitelfläche auf (Fig. 229 ap). Unterdessen beginnt im Inneren des Pilzes die Differenzirung des Gewebes; anfangs ist dieses aus dicht verflochtenen, vielverzweigten Hyphen gebildet, zwischen denen sich viel Luft vorfindet, wodurch das Ganze weiss erscheint. Die Differenzirung des Inneren besteht nun darin, dass gewisse Portionen des lufthaltigen Geflechtes verschleimen und luft-

1) Vergl. J. Sachs in Botan. Zeitg. 1855.

frei werden; zwischen den Fäden entsteht eine hygroskopische, durchsichtige Gallert, während an anderen Stellen keine solche gebildet wird. Zunächst beginnt die Verschleimung unter der Oberfläche des weissen Kerns (Fig. 228 *A*), wodurch die äussere Schicht desselben zur inneren Peridie sich umbildet, sie ist ein farbloser, aus der dunkeln, äusseren Peridie hervorragender Sack, vorzugsweise von longitudinal aufwärts laufenden Hyphenzweigen zusammengesetzt (Fig. 229 und Fig. 230 *ip*); während diese Differenzirung von

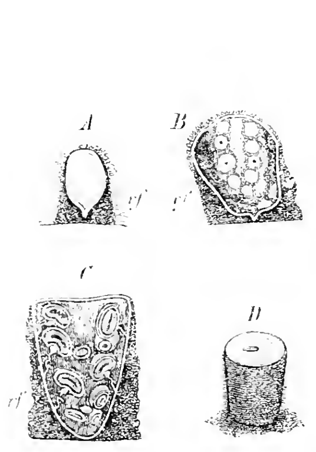



Fig. 228. Crucibulum vulgare, *A*, *B*, *C* wenig vergr. im Längsschnitt, *D* ganzer fast reifer Pilz von aussen gesehen in naturl. Grösse.

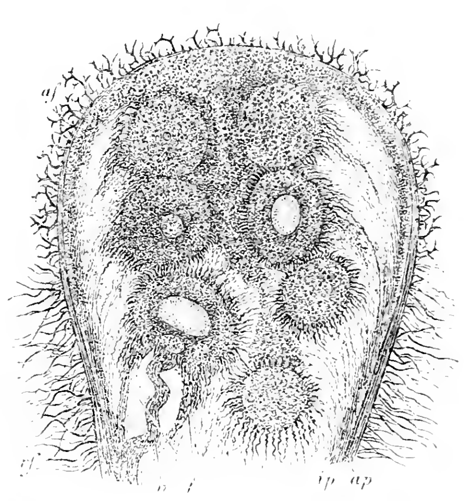



Fig. 229. Crucibulum vulgare. Oberer Theil des Längsschnitts durch einen jungen Fruchtkörper; vergr. Entspricht ungefähr *B* in Fig. 228. Der Schnitt ist im durchfallenden Licht gesehen, die dunklen Partien im Inneren sind solche, wo sich Luft zwischen den Hyphen befindet, in den hellen Partien hat sich zwischen den Hyphen durchsichtige, luftfreie Gallert gebildet. Was in dieser Figur hell ist, erscheint in der vorigen dunkel.

unten nach oben fortschreitet, bilden sich in einer tiefer nach innen liegenden Schicht des weissen lufthaltigen Kerns an einzelnen Puncten kleine verschleimte Areolen, von unten nach oben fortschreitend, wie alle folgenden Differenzirungen (Fig. 228 *B* und Fig. 229). Zugleich schreitet die Verschleimung von der inneren Peridie her nach innen vor und lässt um jede der zuletzt erwähnten Schleimstellen einen Hof von lufthaltigem Gewebe übrig (Fig. 229); jeder solche Hof bildet sich später durch dichte Verflechtung seiner Hyphenzweige zu einer festen zweischichtigen Hülle aus, in welcher der verschleimte Kern liegt: er mag in Ermangelung eines besseren Wortes als Sporangium bezeichnet werden. Während die Verschleimung das Centrum des Pilzes erreicht, wachsen die Sporangien zu linsenförmigen Körpern heran; schon früh ist an der unteren äusseren Stelle jedes Sporangiums ein Schleimpunct entstanden, der Nabelfleck des Sporangiums, von ihm aus läuft ein dichter Fadenstrang abwärts zur Peridie (der Nabelstrang *n* in Fig. 229, *ns* in Fig. 230); dieser selbst ist umgeben von einem conischen Beutel, der wie eine Tasche den Strang umgiebt (*t*); die Tasche verschleimt später erst, der Strang läuft oben in die verschleimte Nabelgrube aus, wo er sich in seine hier mehr gelockerten Fäden auflöst. — Das verschleimte Gewebe im Inneren jedes Sporangiums schwindet, der Form des letzteren entsprechend wird der innere Raum linsenförmig, und aus den inneren Hyphenschichten des Sporangiums entstehen nun die das Hymenium bildenden Zweige nach innen gerichtet. Jedes Sporangium ist also innen mit einer Hymeniumschicht ausgekleidet; sie wird von Paraphysen und Basidien gebildet, welche letzteren je vier Sporen auf kleinen Stielchen bilden. Mit zunehmender Reife des Pilzes dehnt sich der obere Theil der inneren Peridie als Epiphragma flach aus, zerreisst später und schwindet; so öffnet sich der Pilz zu einem Becher; der die

Sporangien umgebende Schleim vertrocknet und jene liegen nun, von ihren Nabelsträngen, die sich befeuchtet in lange Fäden ausziehen lassen, gehalten, frei in dem von der Peridie gebildeten Becher. — Denkt man sich die Sporangien dichter beisammen und zahlreicher, ihre Wände weniger dicht, so erhält man die rundlichen, zellenähnlichen Loculamente, wie sie im Fruchtkörper anderer Gastromyceten (Octaviania, Scleroderma u. s. w.) vorkommen.

Noch auffallender sind die durch innere Differenzirung der Gewebe bewirkten Veränderungen bei den Phalloideen, von denen ich nur die Hauptmomente bei Ph. impudicus hervorheben will. Auch hier ist der junge Fruchtkörper, der auf dem dicksträngigen, unterirdisch perennirenden Mycelium entsteht, anfangs ein homogenes Fadenconvolut, in welchem

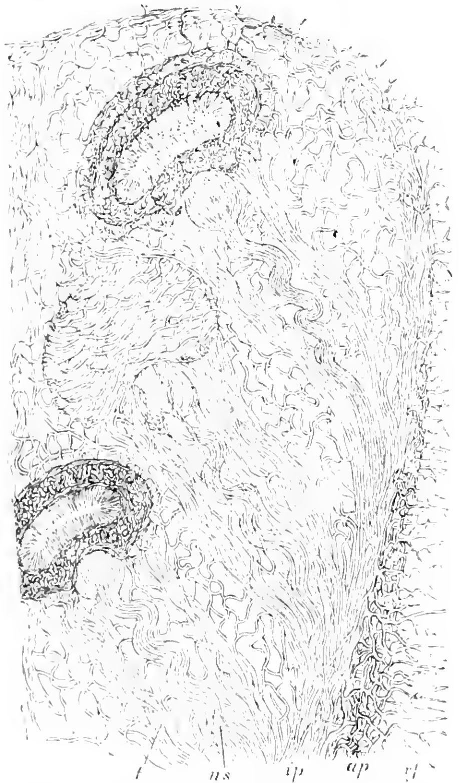



Fig. 230. Crucibulum vulgare; oberer Theil der rechten Seite eines Längsschnitts durch den entwickelten Fruchtkörper, um den Fadenverlauf zu zeigen; die Zahl der Fäden ist, damit die Deutlichkeit nicht gestört werde, geringer, ihre Dicke bedeutender, als der Natur entspricht.

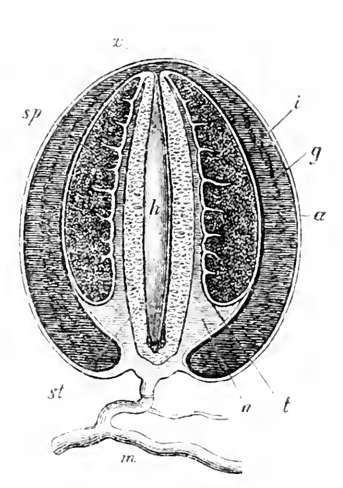



Fig. 231. Phallus impudicus, ein fast reifes Exemplar unmittelbar vor der Streckung des Stieles *st*, im Längsschnitt (1/2 der natürl. Grösse); *a* äussere Schicht der Peridie, *g* Gallert derselben, *i* innere Peridie; *st* der noch nicht gestreckte Stiel oder Träger des Hutes *t*, an welchem die weissen, wabenartig verbundenen Leisten sitzen; *sp* die schwarzgrüne Sporenmasse (Gleba); *h* Höhlung des Stieles, mit wässeriger Gallert erfüllt; *n* der Napf, in welchem die Basis des Stiels nach dessen Streckung stecken bleibt; *x* die Stelle, wo die innere Peridienhaut bei Streckung des Stiels sich ablöst; *m* Myceliumstrang.

während des Heranwachsens die Differenzirung beginnt und fortschreitet. Hat der Körper die Grösse und Form eines Hühner- oder selbst Gänseeies erreicht, so ergiebt ein Längsschnitt das in Fig. 231 dargestellte Bild. Das Gewebe besteht jetzt aus verschiedenen Portionen, die sich in vier Gruppen eintheilen lassen: 1) Die Peridie; sie ist zusammengesetzt aus der äusseren, festen, dicken, weissen Haut *a*, einer inneren weissen, festen, aber dünnen Haut *i* und einer dicken Schicht verschleimten Hyphengewebes *g* (Gallertschicht). — 2) Der sporenbildende Apparat, die sogen. Gleba *sp*, aussen begrenzt von der inneren Peridie *i*, innen von der festen dicken Hautschicht *t*; von dieser ragen Wände nach aussen, welche unter sich wabenartig verbunden sind und die Gleba in zahlreiche Kammern ein-

theilen: in diesen Kammern befinden sich die fertilen Hyphenäste, auf deren Basidien vier oder mehr Sporen gebildet werden, in grosser Zahl, so dass bei der Reife die schwarzgrüne Gleba fast allein aus Sporen zu bestehen scheint. — 3) Der Stiel oder Träger *st*; er besteht aus lufthaltigem Gewebe, welches zahlreiche enge Kammern bildet, die Kammern sind aber jetzt noch sehr eng; der Stiel ist hohl, d. h. der axile Theil eines Gewebes ist in eine zerfliessende Gallert umgewandelt; der so entstehende Canal ist bei manchen Individuen oben offen, bei anderen durch die innere Peridie geschlossen; — 4) der sogen. Napf *n*; er bildet eine niedrige breite Säule von festerem Gewebe, dessen äusserer Theil oben in die innere Peridie ausläuft, während er gleichzeitig eine erweichende Schicht zwischen den Stiel und die innere Haut der Gleba (*t*) hinaufschickt; die Basis des Napfes geht continuirlich in die äussere feste Peridie über. — In diesem Zustand erreichen die Sporen ihre Reife; zum Zweck ihrer Aussaat aber beginnt jetzt eine kräftige Ausdehnung des Trägers, *st*; die Peridie reisst am Scheitel, die Gleba löst sich von der inneren Peridie ab, indem diese bei *x* zerreisst und die Haut *t* sich unten ablöst; so wird die Gleba auf dem Gipfel des Trägers *st* hoch über die Peridie emporgehoben, indem der Träger die Höhe von sechs bis zwölf Zoll erreicht; diese Ausdehnung wird durch Erweiterung seiner Kammern erreicht, die dem fertigen Stiel das Aussehen eines grobporösen Schwammes geben; mit seiner Verlängerung nimmt er auch in der Dicke entsprechend zu. Die Sporenmasse der Gleba tropft nun, indem ihre Hyphen zerfliessen, als dicker, zäher Schleim herab, endlich bleibt von der Gleba nur noch die mit wabenähnlichen Wänden besetzte Haut *t* übrig, welche wie eine Manchette von dem Scheitel des Stiels herabhängt und Hut genannt wird. — Die Einzelheiten dieser Vorgänge lassen nun bei den verschiedenen Arten der Phalloideen die mannigfaltigsten Variationen zu, worüber Corda l. c. und De Bary l. c. p. 84 nachzusehen sind.

---

## Zweite Gruppe.

# Die Muscineen.

Die Lebermoose und Laubmoose, die man unter dem Namen Muscineen zusammenfasst, sind durch einen scharf ausgesprochenen Generationswechsel ausgezeichnet; aus der keimenden Spore entwickelt sich entweder unmittelbar eine chlorophyllreiche, sich selbst ernährende, geschlechtliche Generation, (die meisten Lebermoose), oder es entsteht zuerst ein confervenähnlicher Vorkeim (Protonema), aus welchem jene als seitliche Sprossung sich hervorbildet (so bei einigen Lebermoosen und allen Laubmoosen). In dem weiblichen Geschlechtsorgan dieser ersten Generation entsteht durch die Befruchtung als neue Generation ein Gebilde von ganz anderer Form, welches ausschliesslich zur Erzeugung der Sporen auf ungeschlechtlichem Wege bestimmt ist; ohne mit der vorigen Generation organisch verbunden zu sein, wird dieses Gebilde doch von ihr ernährt und erscheint bei äusserlicher Betrachtung blos als Frucht derselben, ähnlich wie die kleineren Fruchtkörper der Thallophyten. Um die Eigenartigkeit dieser Sporenfrucht auch äusserlich zu betonen und jede falsche Analogie [1]) auszuschliessen, habe ich für sie den Namen Sporogonium vorgeschlagen.

---

1) Unrichtig wäre es z. B., die Moosfrucht mit der Sporenfrucht der Rhizocarpeen oder gar mit der Frucht der Phanerogamen für morphologisch aequivalent halten zu wollen.

Die der Spore unmittelbar oder durch Vermittelung eines Vorkeims entsprossene Geschlechtsgeneration der Muscineen ist entweder ein blattloses flaches Thallom, wie bei vielen Lebermoosen, oder ein belaubter, oft vielfach verzweigter dünner Stengel; in beiden Fällen, die durch sanft abgestufte Uebergänge[1] verbunden sind, werden gewöhnlich zahlreiche Wurzelhaare gebildet, welche den Thallus oder den Stamm an die Unterlage befestigen. In manchen Fällen erreicht dieser Vegetationskörper kaum 1 Mm. Länge, in anderen aber erhebt er sich zu reich gegliederten Formen von 10—30 Ctm. Länge und selbst mehr; die Lebensdauer desselben ist nur bei einigen und den kleinsten auf einige Wochen oder Monate beschränkt, bei den meisten ist sie sozusagen eine unbeschränkte, indem der Thallus oder der blättertragende Stamm an der Spitze oder durch Erneuerungsprocesse (Innovationen) beständig fortwächst, während die ältesten Theile von hinten her absterben. Dadurch werden auch die Zweige schliesslich zu selbständigen Pflanzen; dies, sowie die Vermehrung durch Brutkörner, Ausläufer, abfallende Zweigknospen, die Umwandlung der Haare in Vorkeime (bei Laubmoosen) u. s. w. trägt nicht nur dazu bei, die Zahl der Individuen auf ungeschlechtlichem Wege ausserordentlich zu vermehren, sondern es ist auch die nächste Ursache des geselligen Wuchses dieser Pflanzen; viele Laubmoose, selbst solche, die nur selten sich befruchten, können auf diese Weise dichte und über weite Landstrecken hin ausgedehnte Rasen bilden (Sphagnum, Hypnum, Mnium u. a.).

Die Geschlechtsorgane sind Antheridien und Archegonien; das fertige Antheridium ist ein kurz oder lang gestielter Körper von sphärischer, ellipsoidischer oder keulenförmiger Gestalt, dessen äussere Zellschicht eine sackartige Wandung bildet, während die darin enthaltenen kleinen und sehr zahlreichen, dicht gedrängten Zellen je ein Spermatozoid entwickeln; durch Zerreissung der Antheridiumwand am Scheitel werden die Spermatozoiden frei; sie sind schraubig gewundene Fäden mit dickerem Hinterende und fein zugespitztem Vorderende, an letzterem sitzen 2 feine lange Cilien, deren Schwingungen die Bewegung der Spermatozoiden vermitteln. — Die weiblichen Organe, die man seit Bischoff Archegonien nennt, sind im befruchtungsfähigen Zustand flaschenförmig, auf schmaler Basis ausgebaucht und oben in einen langen Hals auslaufend. Das Gewebe der Bauchwand umschliesst die Centralzelle, aus deren unterem, grösserem Theil die Eizelle entsteht. Oberhalb derselben beginnt eine centrale Reihe von Zellen, welche den Hals durchsetzt und sich bis unter die am Scheitel desselben liegenden Deckzellen fortsetzt. Die Zellen dieser axilen Reihe, die sogen. Canalzellen, werden vor der Befruchtung desorganisirt, in Schleim verwandelt, der endlich hervorquellend die vier Deckzellen des Halses aus einander drängt; so entsteht ein offener Kanal, der bis zur Eizelle hinabführt und den Spermatozoiden das Eintreten in diese gestattet.

Von hervorragender Bedeutung ist die grosse Verschiedenheit des Ursprungs der Geschlechtsorgane der Muscineen; abgesehen von den frondosen Formen der Lebermoose, wo sie aus Oberflächenzellen des Thallus oder des thallusähnlichen

---

1) Bei der grossen Aehnlichkeit des ächten blattlosen Thallus mancher Lebermoose mit den thallusähnlichen unterseits beblätterten Stämmen anderer wird es zweckmässig sein, den alten Ausdruck »frondose Formen« für beide beizubehalten; Frons bezeichnet also sowohl einen ächten Thallus (z. B. Anthoceros) als auch einen thallusähnlichen Stamm (z. B. Marchantia).

niederliegenden Stammes hinter dem fortwachsenden Scheitel oder auf besonderen metamorphosirten Zweigen (wie bei den Marchantieen) entstehen, können bei den blättertragenden Jungermannieen sowohl, wie bei den Laubmoosen nicht nur die Antheridien, sondern auch die Archegonien aus der Scheitelzelle des Sprosses hervorgehen oder aus Segmenten derselben sich bilden; sie können in diesem Falle an Stelle der Blätter, oder von Seitensprossen oder selbst von Haaren stehen; so erscheinen die Antheridien als metamorphosirte Trichome in den Blattaxeln von Radula, als metamorphosirte Sprossen bei Sphagnum, als Scheitelgebilde und zugleich als metamorphosirte Blätter bei Fontinalis; ebenso entsteht das erste Archegonium fertiler Sprosse von Andreaea und Radula aus der Scheitelzelle, die späteren aus den letzten Segmenten derselben, und ebenso ist es wahrscheinlich bei Sphagnum.

Antheridien und Archegonien werden gewöhnlich in grösserer Zahl, dicht neben einander erzeugt, bei den frondosen Formen der Lebermoose meist von späteren Auswüchsen des Thallus umhüllt; bei den blättertragenden Jungermannieen und Laubmoosen werden mehrere Archegonien gewöhnlich von einer aus Blättern gebildeten Hülle umstanden, die man Perichaetium nennt; bei den Laubmoosen wird meist auch eine männliche Blüthe (zuweilen eine gemischte) auf diese Weise gebildet, während die Antheridien der Jungermannieen und Sphagnen vereinzelt stehen. Häufig, zumal bei den blättertragenden Formen, bilden sich in der männlichen und weiblichen Blüthe neben den Geschlechtsorganen Paraphysen, gegliederte Fäden oder blattähnliche schmale Zellflächen. Ausser den genannten Umhüllungen ist bei den Lebermoosen (nicht bei den Laubmoosen) oft noch ein sogen. Perianthium vorhanden, welches neben der Basis der Archegonien als Ringwall heranwächst und sie schliesslich als offener Sack umgiebt.

Die ungeschlechtliche Generation, das Sporogonium (die Moosfrucht), entsteht aus der befruchteten Eizelle im Archegonium; unter wiederholten Zelltheilungen wird es zunächst in einen ovoidischen Embryo umgebildet, der an seinem dem Archegoniumhals zugewendeten Pol, dem Scheitel, fortwächst. Die endliche Form desselben ist bei den verschiedenen Abtheilungen sehr verschieden; auf der niedrigsten Stufe (bei Riccia) ist es eine Kugel, deren äussere Zellschicht die Wandung darstellt, während sämmtliche innere Zellen Sporen bilden. In allen übrigen Fällen differenzirt sich das Sporogonium äusserlich in einen dünnen Stiel, der sich in den Grund des Archegoniums, selbst in das unterliegende Gewebe eindrängt, und in eine dem Archegoniumhals zugekehrte Kapsel, in der die Sporen entstehen; neben letzteren werden bei den meisten Lebermoosen noch lange, mit Schraubenbändern verdickte Zellen, die Schleudern (Elateres) erzeugt; die innere Differenzirung des Sporenbehälters ist übrigens eine sehr verschiedene und erreicht zumal bei den Laubmoosen einen sehr hohen Grad.

Während das Sporogonium sich ausbildet, wächst auch der Bauch des Archegoniums noch fort; unter reichlicher Vermehrung seiner Zellen erweitert er sich, das junge Sporogonium umschliessend; in diesem Zustand wird er als Calyptra bezeichnet. Das Verhalten derselben ist für die grösseren Gruppen sehr charakteristisch; bei den niedersten Lebermoosen (Riccieen) bleibt das Sporogonium für immer in der Calyptra eingeschlossen, bei den höheren Lebermoosen tritt es erst nach erfolgter Sporenreife hervor, indem sein Stiel sich plötzlich streckt und die

Kapsel aus der zerrissenen Calyptra zum Zweck der Sporenaussaat hervortritt; jene umgiebt die Basis des Sporogoniumstiels als kelchartiges häutiges Gebilde, bei den typischen Laubmoosen dagegen nimmt das junge Sporogonium zunächst die Form eines sich sehr verlängernden spindelförmigen Körpers an, der noch vor der Ausbildung der Kapsel an seinem oberen Ende die Calyptra mit seinem Scheitel emporstösst, sie löst sich an ihrer Basis ab und wird unter verschiedener Form von dem jungen Sporogonium emporgehoben; der Fuss des letzteren drängt sich tief in das Gewebe des Stammes hinab, von dem er scheidenartig umwachsen wird (Vaginula).

Die Sporen der Muscineen entstehen zu je vier nach angedeuteter Zweitheilung durch Viertheilung von Mutterzellen, die vorher unter sich und mit den umgebenden Zellschichten gewebeartig verbunden waren, sich aber noch vor der Sporenbildung isolirten; die Zahl der Mutterzellen und der Ort ihrer Entstehung im Sporogonium hängt von der inneren Differenzirung des letzteren ab. Die reifen Sporen zeigen eine dünne, mit kleinen Excrescenzen versehene Cuticula (Exosporium), welche bei der Keimung von der inneren Zellhautschicht (dem Endosporium) durchbrochen wird. Ihr Inhalt besteht, neben farblosem Protoplasma, aus Chlorophyllkörnern, Stärke und fettem Oel.

Die Gewebebildung der Muscineen ist zwar mannigfaltiger, die Differenzirung bedeutender als bei den Algen, aber doch geringer als bei den Gefässkryptogamen. Fibrovasalstränge treten nicht auf, nur im Stamm und Blattnerven der vollkommeneren Laubmoose differenzirt sich ein axiler Strang gestreckter Zellen, den man für eine schwache Andeutung des fibrovasalen Systems halten könnte. Dagegen zeigen verschiedene Lebermoose an ihrem thallusähnlichen Stamm und die Laubmoose auf ihrer Sporenkapsel eine deutlich differenzirte Epidermis, die gewöhnlich auch Spaltöffnungen bildet. — Die Zellwände der Muscineen sind im Allgemeinen derb, häufig dick und zäh elastisch, in diesem Falle oft braun, schön roth oder violet gefärbt; die bei den Thallophyten so allgemeine Neigung zu Gallert- und Schleimbildung kommt bei den Muscineen, gewisse Vorgänge in den Sporenmutterzellen ausgenommen, nicht vor. Mannigfaltige Verdickungsformen sind nicht selten, zumal in der Sporenkapsel, wie die Schraubenbänder der Elateren der Lebermoose, die Epidermis und Peristombildung der Urne der Laubmoose zeigen.

### Systematische Charakteristik der Muscineen.

Die Geschlechtsgeneration entwickelt sich aus der Spore, gewöhnlich nach vorausgegangener Bildung eines Vorkeims; sie ist der meist langlebige, sich selbst ernährende Vegetationskörper dieser Pflanzen, der entweder einen dichotomisch verzweigten flachen Thallus oder thallusähnlichen Stamm oder einen fadenförmigen, zwei bis vierreihig beblätterten Stengel darstellt. Aechte Fibrovasalstränge werden nicht erzeugt. Die Archegonien und Antheridien sind, mit Ausnahme der einfachsten thallösen Formen, gestielte, freie Gewebekorper, wenn auch zuweilen durch nachträgliche Wucherung benachbarter Gewebemassen in diese eingesenkt. Die Centralzelle des Archegoniumbauches erzeugt durch Verjüngung ihres Protoplasmakörpers zu einer Primordialzelle das Ei. Die Spermatozoiden sind schraubig oder spiralig gewundene Fäden mit zwei Cilien am vorderen spitzen Ende. — Die zweite, ungeschlechtliche Generation, das Sporogonium, entsteht aus dem Ei innerhalb des lebhaft mitwachsenden Archegonium-Bauches, der sich so zur Calyptra umbildet. Das Sporogonium wird von der Geschlechtspflanze ernährt, ist also unselbständig und erscheint äusserlich als Anhängsel derselben; gewöhnlich ist es eine gestielte Kapsel, in wel-

cher (mit Ausnahme von Archidium) immer zahlreiche Gewebezellen sich in Sporenmutterzellen umbilden, aus denen die Spore nach eingeleiteter, aber nicht ausgeführter Zweitheilung durch Viertheilung entstehen.

1) Lebermoose: die erste, geschlechtliche Generation entsteht entweder direct aus der Spore oder unter Vermittelung eines kleinen unbedeutenden Vorkeims; sie entwickelt sich als dichotomisch verzweigter, flacher Thallus oder thallusähnlicher Stamm oder endlich als fadenförmiger, zwei- bis dreireihig beblätterter Stengel; gewöhnlich ist dieser Vegetationskörper dem Boden oder einer sonstigen Unterlage breit aufgelagert, angeschmiegt, oder bei frei wachsenden Stengeln doch die Neigung zur Bildung einer Ober- und Unterseite deutlich ausgesprochen; der Wuchs ist daher immer entschieden bilateral. — Die zweite Generation, das Sporogonium, bleibt bis zur Sporenreife von der Calyptra umgeben; gewöhnlich wird diese endlich am Scheitel durchbrochen und bleibt als offene Scheide an der Basis des Sporogoniums sitzen, während die freie Sporenkapsel über ihrem Scheitel longitudinal aufspringt, um die Sporen zu entlassen. Die Sporenmutterzellen entstehen entweder aus sämmtlichen von der einschichtigen Kapselwand umgebenen Gewebezellen, oder es bilden sich gewöhnlich zwischenliegende Gewebezellen zu Elateren um.

2) Laubmoose. Die erste, geschlechtliche Generation entwickelt sich aus der Spore unter Vermittelung eines Vorkeims, der aus verzweigten Zellreihen besteht und oft lange Zeit selbständig fortvegetirt, selbst dann, wenn er bereits durch seitliche Knospen beblätterte Moosstengel erzeugt hat. Der Vegetationskörper ist hier immer ein Cormophyt, ein fadenförmiger zwei-, drei-, oder vielreihig beblätterter Stengel, meist ohne bestimmt ausgesprochene Bilateralität und gewöhnlich monopodial, niemals dichotomisch verzweigt. — Die zweite Generation, das Sporogonium, bildet sich nur anfangs in der Calyptra, später wird diese gewöhnlich unten (an der Vaginula) abgerissen und von dem Scheitel des Sporogoniums, diesen als Mütze bedeckend, emporgehoben; die erst jetzt sich ausbildende Kapsel erzeugt die Sporen aus einer inneren Gewebeschicht, während eine umfangreiche innere Gewebemasse steril bleibt und die Columella darstellt. Die Kapselwand wird von einer kräftig ausgebildeten Epidermis umhüllt, deren oberer Theil gewöhnlich in Form eines Deckels von dem unteren (der Urne) sich ablöst, um die Sporen zu entlassen.

Klasse 5.

## Die Lebermoose[1].

1) Die Geschlechtsgeneration entwickelt sich aus der keimenden Spore bei manchen Gattungen unmittelbar, indem schon die ersten Theilungen derselben zur Bildung einer Zellfläche oder eines Gewebekörpers führen, der sich durch Wurzelhaare befestigt und an seinem Scheitel fortwachsend den Thallus erzeugt, wie bei Anthoceros und Pellia; oder der aus den Theilungen der Spore hervorgehende Keim bildet erst eine schmale bandartige Zellfläche, deren Scheitel-

---

1) Mirbel: Ueber Marchantia in Mém. de l'Acad. des sciences de l'Instit. de France. T. XIII. 1835. — G. W. Bischoff in Nova Acta Acad. Leopold. Carol. 1835. Vol. XVII, pars 2. — C. M. Gottsche: ibidem Vol. XX, pars 1. — Gottsche, Lindenberg und Esenbeck: Synopsia Hepaticarum. Hamburg 1844. — Hofmeister, vergl. Untersuchungen 1851. — Kny: Entwickelung der laubigen Lebermoose, Jahrb. f. wiss. Bot. IV, p. 64, und Entwickelung der Riccien, ibid. Bd. V, p. 359. — Thuret in Ann. des sc. nat. 1851. T. XVI (Antheridien). — Strasburger: Geschlechtsorg. u. Befruchtg. bei Marchantia. Jahrb. f. wiss. Bot. VII, p. 409. — Leitgeb: Wachsthumsgesch. der Radula compl. Sitzungsber. der Wiener Academie 1871. Bd. LXIII. — Derselbe: botan. Zeitg. 1871, No. 34, und 1872, No. 3. — Einiges im Text über Scheitelwachsthum der Jungermannieen Gesagte nach brieflichen Mittheilungen Leitgeb's. — Janczewsky: bot. Zeitg. 1872. No. 21 ff. — Leitgeb: Mitth. des naturw. Vereins f. Steiermark 1872.

zelle aber später zur Scheitelzelle eines Stammes wird, und deren Segmente Blätter bilden, wie bei Jungermannia bicuspidata (Hofmeister), oder es bricht sofort die Knospe eines blättertragenden Stengels aus der Spore hervor (Frullania dilatata): in anderen Fällen dagegen wird ein Vorkeim gebildet; das schlauchförmig auswachsende Endosporium erzeugt einen kurzen, gegliederten Zellfaden, an welchem die ersten Anfänge des Thallus (Aneura palmata, Marchantia) als seitliche Sprossen sich bilden, ähnlich wie die Blattknospe der Laubmoose am Protonema; bei Radula entsteht sogar, an andere Erscheinungen der Laubmoose erinnernd, aus der Spore zunächst eine kuchenartige Zellfläche, aus welcher die erste Knospe des Laubstengels seitlich hervorsprosst (Hofmeister).

Der Vegetationskörper der Lebermoose ist immer entschieden bilateral gebildet, seine freie, dem Licht zugekehrte Seite anders organisirt als die dem Substrat zugekehrte, diesem oft dicht angeschmiegte Schattenseite.

Bei der Mehrzahl der Familien und Gattungen ist der Vegetationskörper eine breite, flache oder krause Gewebeplatte von einigen Millimetern bis mehreren Centimetern Länge und zwar entweder ein ächter Thallus ohne alle Blattbildung, wie bei Anthoceros, Metzgeria, Aneura, oder es treten auf der gleichzeitig Wurzelhaare producirenden Schattenseite (Bauchseite) lamellenförmige Auswüchse hervor, die man als Blätter betrachten kann. Um einen gemeinsamen Ausdruck für diese im Habitus höchst ähnlichen Formen zu haben, mögen sie als die frondosen zusammengefasst werden im Gegensatz zu den in der Familie der Jungermannieen vorkommenden foliosen Lebermoosen, deren Vegetationskörper aus einem dünnen fadenförmigen Stämmchen besteht, das scharf abgegliederte Blätter trägt (Jungermannia, Radula, Mastigobryum, Frullania, Lophocolea u. a.). Zwischen den frondosen und foliosen Formen dieser Familie finden sich solche, welche verschieden abgestufte Uebergangsbildungen darstellen (Fossombronia, Blasia).

Die Blätter aller Lebermoose sind einfache Zellflächen, denen selbst der bei den Laubmoosblättern gewöhnliche, Mittelnerv immer fehlt.

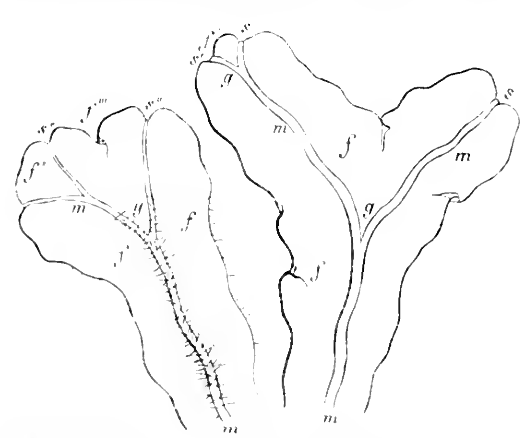



Fig. 232. Metzgeria furcata (etwa 10mal vergr.), rechts von der Oberseite, links von unten gesehen. *m* der Mittelnerv, *s*, *s'*, *s''* die Scheitelregion; *f f* flügelförmige, einschichtige Ausbreitung, *f'*, *f''*, *f'''* Entwickelung derselben bei der Verzweigung.

Bei den meisten frondosen Formen liegt die fortbildende Scheitelregion (Fig. 232 *s*) jedes Sprosses in einer vorderen Einbuchtung, die durch das raschere Längen- und Breitenwachsthum der rechts und links aus den Segmenten der Scheitelzelle hervorgehenden Gewebezellen erzeugt wird, während die hinter der Scheitelzelle in der Mittellinie des Sprosses liegenden Gewebemassen langsamer in die Länge wachsen. Innerhalb dieser Einbuchtung findet auch die normale Verzweigung statt: aus jüngsten Segmenten der Scheitelzelle entstehen die Zweiganlagen, die vermöge ihrer Stellung in der Bucht und ihres kräftigen Wuchses

den Scheitel des Hauptsprosses beiseite drängen und mit diesem zusammen eine Gabelung (Dichotomie) bilden. Auch in dem Winkel zwischen den beiden Gabelsporen drängt sich das Dauergewebe rascher wachsend hervor und bildet, so lange die beiden Gabelsprosse noch sehr kurz sind, eine deren Scheitelregionen überragende und trennende Ausbuchtung (Fig. 232 *f'*, *f''*), die jedoch, wenn die Gabelsprosse länger werden, von diesen überholt wird und nun als einspringender Rand der älteren Gabelung erscheint (*f*). — Der fadenförmige Stengel der foliosen Jungermannieen dagegen endigt in einer Knospe als mehr oder minder vorspringender Vegetationskegel, mit stark ausgewölbter Scheitelzelle. Auch hier entspringen die Seitenzweige aus einzelnen Mutterzellen, die aber nicht in den jüngsten Segmenten schon angelegt werden und bereits hinter dem Scheitel liegen; die Verzweigung ist daher schon der ersten Anlage nach entschieden monopodial.

Ueber die Form der Scheitelzelle, die bald zwei, bald drei, bald vier Segmentreihen bildet, sowie über die Anlage der Blätter und Seitensprosse wird bei den einzelnen Abtheilungen noch berichtet werden, da hier nach den Untersuchungen Leitgeb's von Gattung zu Gattung grosse morphologische Verschiedenheiten auftreten. Aus demselben Grunde lässt sich ausser dem oben Gesagten kaum etwas Allgemeines über den Habitus und die anatomische Beschaffenheit des Vegetationskörpers aussagen und ist darüber auf die Charakteristik der einzelnen Familien zu verweisen.

Die ungeschlechtliche Propagation der Lebermoose wird oft durch das Absterben des Stammes von hinten her bewirkt, indem dadurch die Sprossen ihren

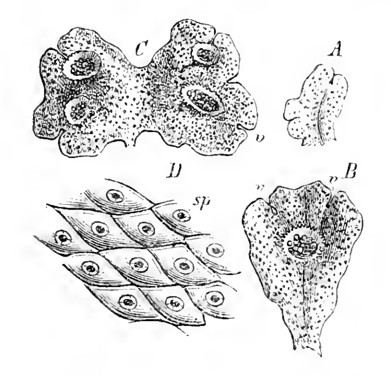



Fig. 233. Marchantia polymorpha, wenig vergrossert. *A*, *B* junge Sprossen, *C* die zwei aus einer Brutknospe entstehenden Sprosse mit Brutknospenbehältern; *v v* die eingebuchtete Scheitelregion; *D* ein Stück Epidermis von oben gesehen, *sp* Spaltöffnungen auf den rhombischen Feldern (stärker vergr.).

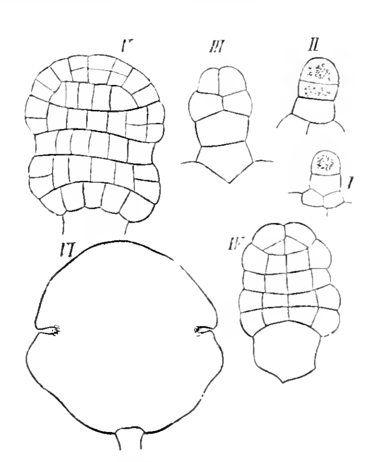



Fig. 234. Entwickelung der Brutknospen von Marchantia.

Zusammenhang verlieren und selbständig werden; Adventivsprosse, aus Zellen älterer Randpartien bei den frondosen Formen entstehend, lösen sich in ähnlicher Weise ab. Häufig vorkommend und sehr charakteristisch ist die Propagation durch Brutknospen: nicht selten lösen sich einfach zahlreiche Zellen des Blattrandes folioser Jungermannieen (z. B. bei Madotheca) als Brutkörner ab; bei Blasia degegenr sowie bei Marchantia und Lunularia bilden sich auf der Oberseite (Lichtseite) de, flachen Sprosse besondere Behälter, welche bei Blasia flaschenförmig, bei Mar-

chantia breit becherförmig, bei Lunularia nur hinten von einem Gewebeauswuchs eingezäunt, mondsichelförmig sind. Aus dem Grunde dieser Behälter (vergl. Fig. 233, 234) sprossen Haarpapillen hervor, deren Scheitelzelle sich zu einem Gewebekörper von beträchtlichem Umfang umformt, der die Brutknospe darstellt. Aus den beiden, rechts und links am Rande der linsenförmigen Brutknospe (Fig. 234 *VI*) liegenden Einbuchtungen entspringen die ersten flachen Sprosse (Fig. 233 *B*, *C*), wenn jene aus dem Behälter ausgefallen auf feuchtem Boden liegend vom Licht getroffen wird.

Die Geschlechtsorgane bilden sich bei den frondosen Formen auf der Lichtseite (Oberseite); bei Anthoceros im Thallusgewebe selbst (endogen), bei den anderen Frondosen aus papillös hervortretenden Zellen von bestimmtem Ursprung bezüglich der Segmente der Scheitelzelle. Bei den Marchantien bilden sich besonders geformte, aufrecht über den flachen liegenden Stamm emporstrebende Sprosse von ganz eigenthümlicher Form, welche die Antheridien auf der Oberseite, die Archegonien auf der Unterseite erzeugen und so diöcisch oder monöcisch vertheilte Inflorescenzen darstellen. Allgemein ist bei den Frondosen die Neigung, die Geschlechtsorgane durch Ueberwallungen des umliegenden Gewebes in Höhlen einzusenken, die sich oft nur durch ein enges Ostiolum nach aussen öffnen, wofür Fig. 235 als Beispiel dienen mag.

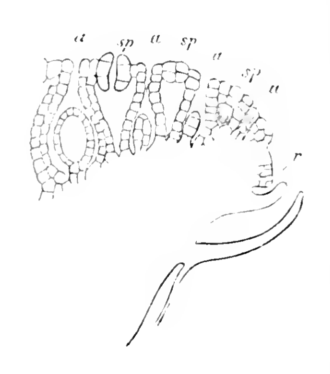



Fig. 235. Vorderrand des jungen männlichen Hutes von Marchantia polymorpha (300, nach Hofmeister); *r* der fortwachsende Rand, *a*, *a*, *a* die Antheridien in verschiedenen Entwickelungsgraden; *sp* die Spaltöffnungen über den Lufthöhlen zwischen den Antheridien.

Bei den foliosen Jungermannieen ist der Ursprung der Antheridien und Archegonien sehr mannigfaltig, und auch bei ihnen werden diese in verschiedener Weise umhüllt, worüber bei der Familiencharakteristik weiteres nachzusehen ist.

Das Antheridium besteht im fertigen Zustand aus einem Stiel und dem kugeligen oder ellipsoidischen Körper: jener ist bei den in das Gewebe eingesenkten gewöhnlich kurz, bei den freien lang, aus 1—4 Zellreihen zusammengesetzt. Der Körper des Antheridiums besteht aus einer einschichtigen Wandung chlorophyllhaltiger Zellen; der ganze von dieser umschlossene Raum ist von den Spermatozoidenmutterzellen dicht erfüllt; die Entleerung findet bei Zutritt von Wasser durch Auseinanderweichen der Wandungszellen am Scheitel statt, zuweilen, wie bei Fossombronia, fallen diese Zellen sogar aus einander. Die ruckweise in grosser Zahl entleerten kleinen Spermatozoidmutterzellen vereinzeln sich in Wasser, die Spermatozoiden werden frei und erscheinen als dünne, 1—3 mal schraubig gewundene Fäden, am Vorderende mit zwei langen sehr feinen Cilien versehen, mittels deren sie sich im Wasser rotirend und schwimmend bewegen. Gewöhnlich schleppen sie am Hinterende ein kleines zartes Bläschen nach, dessen Entstehung Strasburger auf die centrale Vacuole im Protoplasma der Mutterzelle zurückführt, in deren Umfang sich das Spermatozoid gebildet hat.

Die Zelltheilungsfolge bei der Entstehung der Antheridien zeigt nach den Angaben der Beobachter beträchtliche Verschiedenheiten bei den verschiedenen Gattungen; jedoch stimmen sie darin überein, dass die Anlage der Antheridien

immer in einer papillenförmigen Auswölbung einer Zelle besteht, die durch eine Querwand abgetrennt wird. Diese abgegrenzte Papille theilt sich abermals in eine untere und eine obere Zelle, von denen jene den Stiel, diese den Körper des Antheridiums (Wandschicht und Spermatozoiden) erzeugt.

Die Zelltheilungsfolge bei der Entstehung der Archegonien ist nach den von Janczewski ergänzten Angaben Leitgeb's, Kny's und Strasburger's bei den verschiedenen Familien (mutatis mutandis sogar bei den Anthoceroten) wesentlich dieselbe: gleich dem Antheridium tritt auch das Archegonium zunächst als papillenförmiger Auswuchs einer Oberflächenzelle hervor, die bei dem ersten Archegonium einer Inflorescenz von Radula sogar die Scheitelzelle des Sprosses selbst ist. Diese Papille wird durch eine Querwand abgetrennt und ist bei Riccia selbst schon die Mutterzelle des ganzen Archegoniums; bei den anderen wird sie aber erst nochmals durch eine Querwand in eine obere und untere Zelle getheilt, von denen diese den Stiel oder Fuss, jene das Archegonium selbst bildet. Die Mutterzelle des Archegoniums zerfällt nun zunächst durch drei Längswände in drei äussere und eine sie überragende mittlere Zelle; die drei äusseren zerfallen zunächst durch radiale Längswände in (5 bis) 6 Hüllzellen, die mittlere aber theilt sich durch eine Querwand in eine obere, sogen. Deckelzelle und eine innere Zelle. Nachdem sich nun das Ganze etwas verlängert hat, zerfällt es in zwei Stockwerke, indem sowohl die 6 Hüllzellen, wie auch die innerste Zelle durch je eine Querwand getheilt werden. Das untere Stockwerk wird zum Bauch, das obere zum Hals des Archegoniums. Die innere Zelle des Bauchs, die Centralzelle, vergrössert sich bedeutend und durch eine Querwand entsteht aus ihr eine grössere untere, die Eizelle, und eine kleinere obere, die Bauch-Canalzelle. Unterdessen verlängert sich das obere Stockwerk von Zellen, der Halstheil des Archegoniums, und die mittlere Zelle zerfällt dabei in 4, 8, 16 enge lange Zellen, die Hals-Canalzellen. Durch weitere Längs- und Quertheilungen in den äusseren Zellen des Bauches wird die ein- oder zweischichtige Bauchwand fertig, während durch Quertheilungen der peripherischen Halszellen die aus (5 bis) 6 Längsreihen bestehende Halswand gebildet wird und die Deckelzelle in (5 bis) 6 Deckzellen des Halses zerfällt. — Während dieser Vorgänge wird auch die ursprüngliche Stielzelle des Archegoniums durch kreuzweise gestellte Längs- und durch Querwände getheilt. — Während sich in der Centralzelle die Eizelle verjüngt und contrahirt, quellen die Längswände der Halscanalzellen und die Querwand unter der Bauchcanalzelle zu Schleim auf, der das Protoplasma sämmtlicher Canalzellen durch den geöffneten Deckel am Scheitel des Halses hinausdrängt (vergl. Fig. 236 und 255).

3) Die zweite Generation, das Sporogonium, oder die Sporenfrucht entsteht und bildet sich vollständig aus innerhalb des fortwachsenden Archegoniumbauches, der von nun an den Namen Calyptra führt. Das Sporogonium verwächst an keiner Stelle mit dem es umgebenden Gewebe des Vegetationskörpers der ersten Generation, selbst dann nicht, wenn sich der Stiel in dasselbe eindrängt.

Die äussere Form und innere Gliederung des Sporogoniums ist je nach den Gruppen sehr verschieden; bei den Anthoceroten ist es im fertigen Zustande eine langgezogene, aus dem Thallus hervorragende, zweiklappig aufspringende Schote, bei den Riccieen eine dünnwandige Kugel, ganz mit Sporen erfüllt und sammt der

Calyptra dem Thallus eingesenkt, bei den Marchantieen ist es eine kurzgestielte Kugel, die neben Sporen noch Elateren umschliesst und sich unregelmässig zerreissend oder durch einen Ringschnitt mit einem abfallenden Deckel öffnet, nachdem es die Calyptra durchbrochen hat: bei den Jungermannieen reift es ebenfalls innerhalb der Calyptra, durchbricht diese aber und erscheint nun als Kugel auf langem zartem Stiel; der Behälter besteht hier wie bei den Marchantieen und Riccieen im reifen Zustand aus einer Zellenschicht, zerreisst aber in vier kreuzförmig gestellte Lappen, an denen die Elateren hängen bleiben. Diese sind hier wie bei den Marchantieen lange, spindelförmige Zellen, deren zarte, farblose Aussenschicht innen 1—3 braune Schraubenbänder als Verdickungen trägt.

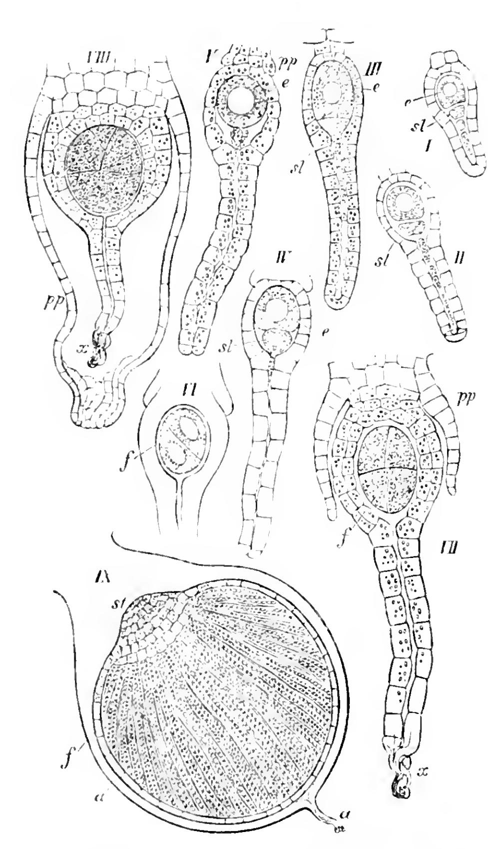



Fig. 236. Spätere Entwickelungszustände der Archegonien und Entstehung des Sporogoniums von Marchantia polymorpha (*I—VIII* 300mal, *IX* etwa 30mal vergr.). *I* und *II* junge Archegonien, *III*, *IV* nach Auflösung der axilen Zellenreihe des Halses; *V* eben zur Befruchtung bereit; *VI—VIII* nach der Befruchtung die Mundungszellen des Halses *x* erschlafft, der Embryo des Sporangiums *f* zeigt die ersten Theilungen: in diesen Figuren ist *sl* die unterste zuletzt verschleimende Zelle des axilen Stranges, die Bauchcanalzelle; *c* in *I—IV* die Centralzelle, *e* in *V* die unbefruchtete Eizelle; *pp* in *V—VII* das sich entwickelnde Perianthium. — *IX* das unreife Sporogonium in dem zur Calyptra ausgewachsenen Archegoniumbauch; *a* Hals des letzteren; *f* Wandung der Sporenkapsel, *st* deren Stiel; im Innern der Sporenkapsel sind die langen, strahlig angeordneten Fasern die jungen Elateren, dazwischen die Sporen.

Die Anlage des Sporogoniums wird ebenfalls auf verschiedene Weise gebildet; jederzeit wird die befruchtete Eizelle im Archegonium zuerst in zwei Zellen getheilt, deren obere, dem Hals zugekehrte die fortwachsende Scheitelzelle darstellt: diese aber theilt sich in ganz verschiedener Weise bei den verschiedenen Gruppen; bei den Marchantieen und Riccieen durch wechselnd nach zwei Richtungen geneigte Wände, während die Sporogoniumanlage der Jungermannieen schon in frühester Jugend 4 wie Kugeloctanten neben einander liegende Scheitelzellen erhält, die sich gleichzeitig durch horizontale Querwände theilen [1]. — Wenn auf diese Weise das junge Sporogonium seine bestimmte Höhe erreicht hat, z. Th. schon vorher, finden in den Segmenten der Scheitelzelle zahlreiche verschiedene Theilungen statt, wodurch der Aufbau vollendet wird; die Wandung des Sporenbehälters differenzirt sich von dem inneren Gewebe, aus welchem die Sporenmutterzellen hervorgehen sollen: werden Schleudern gebildet, so entstehen diese aus demselben Gewebe, indem die

1) Dies Alles nach Hofmeister l. c.

betreffenden Zellen früher aufhören sich querzutheilen, daher lang bleiben, während die zwischenliegenden sich abrunden und Sporenmutterzellen ergeben (Hofmeister).

Auch die Art der Viertheilung der letzteren ist verschieden. Die Mutterzellen der Sporen von Anthoceros bilden erst 2, nach der Auflösung 4 neue Kerne (neben dem primären Kern), die sich tetraëdrisch ordnen; von aussen nach innen fortschreitend treten die Theilungswände auf, wodurch die kugelige Mutterzelle in 4 tetraëdrisch gestellte Sporen zerfällt; bei Pellia und Frullania dagegen beginnt die Theilung der Mutterzelle durch 4 tetraëdrisch geordnete Aussackungen derselben, wodurch sie eine vierlappige Form erhält; durch Abschnürung zerfallen endlich die 4 Lappen, deren jeder einen Kern enthält, und bilden ebenso viele Sporen; bei Pellia theilen sich diese unmittelbar darauf mehrmals und bilden somit die Anlage der Keimpflanze.

Die Lebermoose werden gewöhnlich in fünf Familien eingetheilt, nämlich:

1) Anthoceroten,
2) Riccieen,
3) Monocleen,
4) Marchantieen,
5) Jungermannieen,

von denen die ersten vier nur frondose Formen, die fünfte frondose und foliose Gattungen umfasst.

1) Anthoceroten. Die bei uns im Sommer auf lehmigem Boden wachsenden Anthoceros laevis und punctatus entwickeln einen völlig blattlosen, bandartig flachen Thallus, dessen ziemlich unregelmässig ausgebildete Verzweigungen eine Kreisscheibe darstellen;

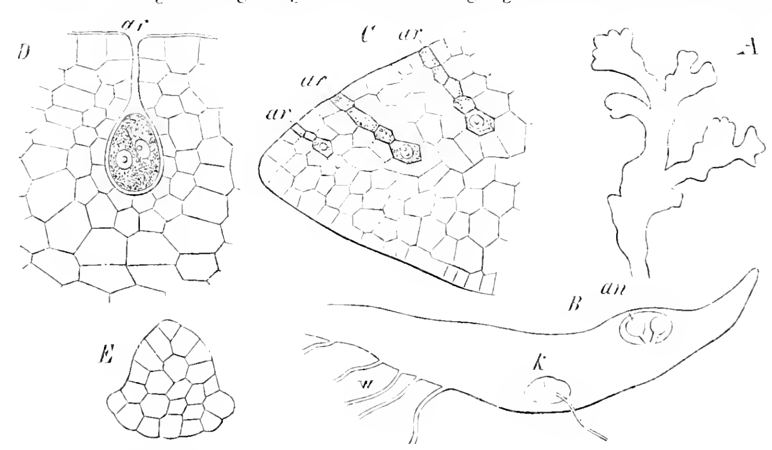



Fig. 237. Anthoceros laevis nach Hofmeister; *A* ein verzweigter Thallus; *B* Längsschnitt eines Sprosses (40mal vergr.). *an* Antheridien unter der Deckzellenschicht. — *C* Längsschnitt durch den Scheiteltheil eines Sprosses, *ar* Archegonien (500); *D*, *ar* befruchtetes Archegonium im Längsschnitt eines Sprosses, mit zweizelligem Embryo. — *E* mehrzelliger Embryo des Sporangiums. — *K* in *B* eine im Gewebe des Thallus angesiedelte Nostoccolonie.

die Regelmässigkeit der (dichotomischen) Verzweigung wird zumal durch Adventivsprosse gestört, welche aus dem Thallusrande, bei A. punctatus sogar aus der Oberfläche hervortreten. Der Thallus ist mehrschichtig und die in den vorderen Einbuchtungen liegenden Scheitelzellen der Zweige theilen sich durch wechselnd auf- und abwärts geneigte Wände (Fig. 237 *C*). In den Thalluszellen, deren obere Schicht sich nicht als Epidermis differenzirt, bildet sich nur ein Chlorophyllkörper, der den Zellkern umgiebt. Auf der Unterseite des Thallus entstehen dicht hinter dem fortwachsenden Rande nach Janczewski Spaltöffnungen,

durch welche nicht selten Nostocfäden eindringen, um im Gewebe rundliche Knäuel zu bilden, die früher für endogene Brutknospen gehalten wurden. — Die Antheridien und Archegonien entstehen anscheinend regellos auf der Oberseite des Thallus, beide im Innern desselben. Die Anlage der Antheridien wird eingeleitet dadurch, dass sich eine kreisförmige Gruppe von Zellen der Aussenschicht abhebt, es entsteht ein breiter Intercellularraum, von dessen unteren Grenzzellen nach einigen senkrechten Theilungen sich mehrere papillös erheben und die Antheridien bilden (Fig. 237 *B an*); erst wenn die Chlorophyllkörnchen in den Antheridienwandungen sich gelb färben und ihre Spermatozoiden reif sind, zerreisst die Decke der Höhlung, die Antheridien entlassen, an der Spitze sich öffnend, ihren Inhalt. Während bei den Riccieen und Marchantieen die Archegonien, anfangs frei, erst nachträglich von Gewebemassen umwallt werden, bleiben sie dagegen bei Anthoceros von Anfang an im Gewebe stecken. Nahe dem Vegetationspunct des Thallus theilt sich eine Segmentzelle der Oberseite in eine äussere und eine innere Zelle; die obere (äussere) wölbt sich nur wenig hervor und ist die Mutterzelle des Archegoniums, sie wird (wie bei anderen Lebermoosen) durch drei auf der Thallusfläche senkrechte Längswände in drei äussere und eine innere Zelle getheilt. Jene zerfallen dann in sechs primäre Hüllzellen, die sich später in ebenso viele Zellreihen verwandeln, welche aber von dem Thallusgewebe allseitig eingeschlossen sind. Die innere Zelle zerfällt durch eine Querwand in eine untere, die sich bald zur Centralzelle ausbildet; in ihr entsteht die Eizelle und die darüber liegende Bauch-Canalzelle. Aus der oberen der beiden ursprünglichen Innenzellen entstehen durch Quertheilungen eine Reihe von Halscanalzellen und der Deckel des Archegoniums, welch letzterer sich kreuzweise theilt. Die Abweichungen von der Archegonienbildung anderer Lebermoose sind also gering und berechtigen wohl kaum dazu, die Anthoceroten als eine besondere Klasse von jenen abzutrennen. Fig. 237 *C* stammt aus einer Zeit, wo die oben beschriebenen Einzelheiten noch nicht bekannt waren, kann aber immerhin noch die Hauptsache veranschaulichen.

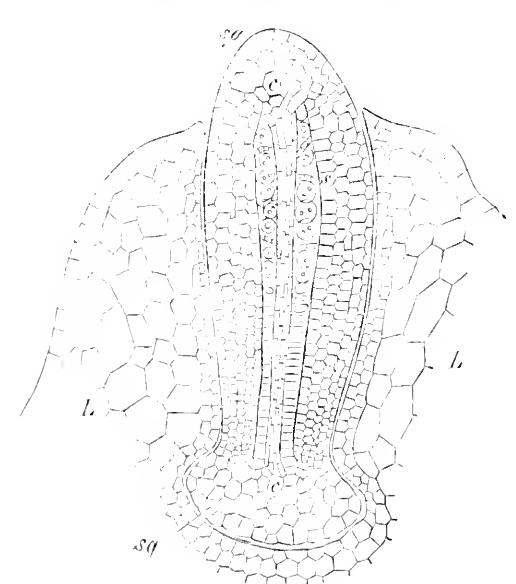


Fig. 238. Das junge Sporogonium *sg* von Anthoceros laevis, *L* das Involucrum; nach Hofmeister (150).

Nach der Befruchtung wird die Eizelle zuerst durch eine schiefe Wand getheilt, in der oberen der beiden Zellen, die zur Scheitelzelle wird, treten noch einige alternirend rechts und links geneigte Wände auf; denen aber nach vier Richtungen hin alternirende folgen. Während sich nun die Anlage des Sporogonium zu einem vielzelligen unten verbreiterten Körper umgestaltet (Fig. 237 *E*), wächst das umgebende Gewebe des Thallus unter zahlreichen Theilungen zu einem aufwärts emporgewölbten Involucrum heran, welches später von dem sich verlängernden Sporogonium durchbrochen wird; dieses, bisher aus homogenem Gewebe bestehend, differenzirt sich nun; es wird die aus 12—16 Zellreihen bestehende cylindrische Mittelsäule angelegt, deren Zellen axil gestreckt sind, während die der umgebenden Schicht durch horizontale Wände sich theilen und die Mutterzellen die Sporen und Schleudern bilden; die äusseren 4—5 Zellschichten stellen die Wandung der künftigen Schote her. Diejenigen Zellen der das Säulchen umgebenden Schicht, welche zu Schleudern werden sollen, erfahren

noch eine bis mehrere senkrechte Theilungen; die Schleudern sind hier querliegende Zellreihen, in denen sich keine Schraubenbänder bilden, die zwischen ihnen liegenden Zellen runden sich ab, isoliren sich von der Spitze des Behälters basipetal fortschreitend, und nachdem sie sich noch vergrössert haben, beginnt die bereits oben erwähnte Viertheilung, aus welcher die tetraëdrischen Sporen hervorgehen. Das Sporogonium streckt sich, bildet einen etwa 15—20 Mm. hohen Stift, dessen braune Wandung von oben nach unten fortschreitend in zwei Klappen aufspringt, deren Epidermis Spaltöffnungen besitzt.

2. Die Abtheilung Monocleae scheint nach den Angaben der Synopsis hep. Uebergangsformen von den Anthoceroten zu den Jungermannieen zu enthalten; das lange Sporogonium hat longitudinale Dehiscenz, keine Columella, die erste Generation ist entweder thallös oder folios.

5) Die Riccieen bilden einen flachen, schwimmenden oder auf der Erde angewurzelten, dichotomisch verzweigten thallusähnlichen Stamm, dessen Scheitelzellen nach Kny zu mehreren neben einander in der vorderen Einbuchtung der Zweige liegend, durch auf- und abwärts geneigte Wände segmentirt, durch senkrechte Längswände vervielfältigt werden [1]. Auf der Oberseite wird eine deutliche Epidermis, aber ohne Spaltöffnungen, differenzirt, unter welcher das oft mit Luftlücken versehene grüne Gewebe liegt, das aus den oberen Segmenten der Scheitelzellen hervorgeht; die Unterseite ist mit einer Längsreihe quergestellter Lamellen besetzt, die, aus den unteren Segmenten unmittelbar hervorgehend, als Blätter zu betrachten sind; später zerreissen sie der Länge nach und bilden zwei Reihen; zwischen ihnen entstehen zahlreiche Wurzelhaare mit nach innen vorspringenden zapfenartigen Verdickungen.

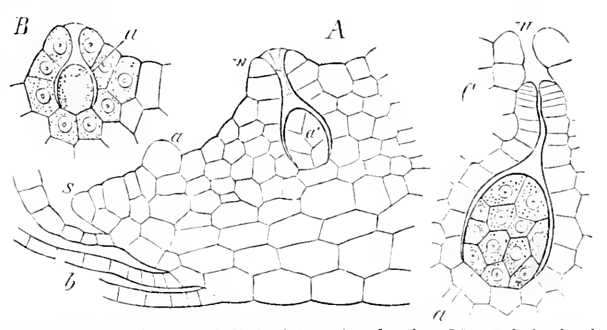



Fig. 239. Riccia glauca nach Hofmeister: A senkrechter Längsschnitt durch die Scheitelregion: s Scheitel, b Blätter, a junges Antheridium, a' älteres bereits mit dem Ueberwallungswulst w umgeben (500); B eine Antheridiumanlage a bereits überwallt; C junges Antheridium a im Längsschnitt (500).

Die Archegonien und Antheridien entstehen auf der Oberseite aus papillenartig hervorwachsenden jungen Epidermiszellen und werden bei ihrer Ausbildung von dem umgebenden Gewebe überwallt (Fig. 240); über den sitzenden Antheridien bildet dieses Involucrum zuweilen einen hoch emporragenden Hals. Die Archegonien ragen zur Befruchtung noch über die Epidermis empor, werden dann überwallt

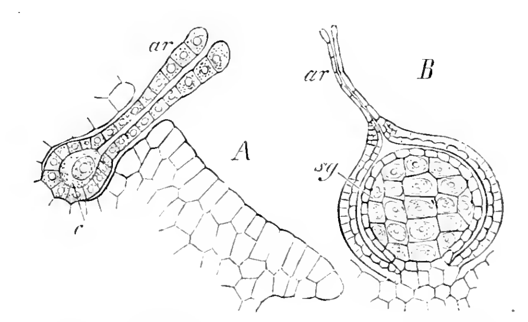



Fig. 240. Riccia glauca nach Hofmeister: A Scheitelregion im senkrechten Längsschnitt: ar Archegonium, c Centralzelle (560). — B das unreife Sporogonium sg von der Calyptra umgeben, die noch den Archegoniumhals ar trägt (300).

1) In einer brieflichen Mittheilung über das Scheitelwachsthum von Blasia, wo Leitgeb den Beweis führt, dass diese Jungermanniee nur eine, aber vierseitige Scheitelzelle besitzt, fährt er fort: »Ich zweifle nicht, dass bei den Lebermoosen, die nach Kny eine Reihe von Scheitelzellen haben (Pellia, Riccia), auch nur eine vorhanden ist, die sich so wie bei Blasia theilt. Die Täuschung dürfte eben daher rühren, dass auch die seitenständigen Segmente die ersten Theilungen in derselben Weise wie die Scheitelzelle bei Bildung rücken- und

und erzeugen aus ihrer Centralzelle das kugelige Sporogonium mit einschichtiger Wand und ganz mit Sporen und Schleudern erfüllt. Die Sporen werden durch Verwesung des umgebenden Gewebes frei.

4) Die Marchantieen haben einen auf der Erde flach ausgebreiteten thallusähnlichen Stamm; dieser ist bandartig, dichotomisch verzweigt, mit Mittelnerv, immer mehrschichtig; die Unterseite bildet neben zahlreichen Haaren mit zapfenartigen, einwärts vorspringenden Verdickungen, die einer schraubigen Einschnürung des Haarschlauches aufsitzen, auch zwei Reihen blattähnlicher Lamellen, ähnlich wie die Riccieen. Die Oberseite ist mit einer sehr

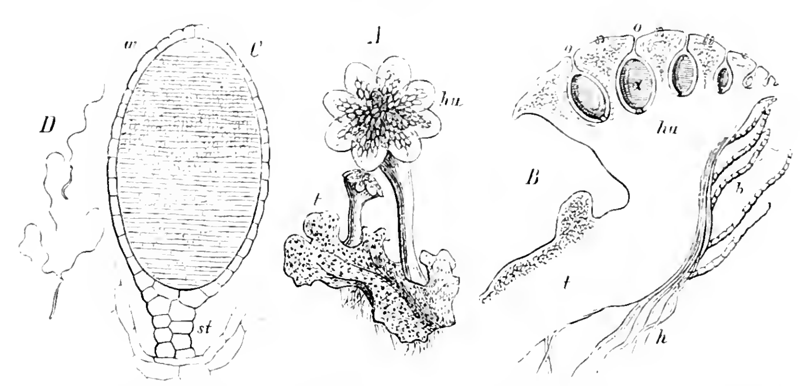



Fig. 241. Marchantia polymorpha: *A* ein horizontaler Zweig *t* mit zwei aufstrebenden Zweigen, welche Antheridienstände tragen (*hu*); *B* senkrechter Längsschnitt durch einen noch fortwachsenden Antheridienträger *hu* und den Theil des flachen Sprosses *t*, aus welchem er entspringt; *b b* Blätter, *h* Wurzelhaare in einer Bauchrinne des Antheridienträgers; *o o* die Oeffnungen der Hohlen, in denen die Antheridien *a* sitzen. — *C* ein beinahe reifes Antheridium, *st* dessen Stiel, *w* die Wandung. — *D* zwei Spermatozoiden, diese 800mal vergr.

scharf differenzirten Epidermis bedeckt, welche von grossen eigenthümlich geformten Spaltöffnungen [1]) durchbohrt ist; jede derselben steht bei Marchantia, Lunularia u. a. in der Mitte eines rhomboidalen Feldes; diese Felder sind Stellen der Epidermis, welche grosse Luftlücken überwölben, aus deren Boden die chlorophyllhaltigen Zellen confervenähnlich hervorsprossen, während das übrige Gewebe chlorophyllfrei ist und aus langen, horizontalen, interstitienlosen Zellen besteht (vergl. p. 78, Fig. 65).

Die Geschlechtsorgane der Marchantieen bilden monoecische oder dioecische Inflorescenzen. Die Antheridien, obwohl aus oberflächlichen Zellen, ähnlich wie bei Riccia entstehend, sind der Oberseite des thallusähnlichen Stammes eingesenkt, von dem umgebenden Gewebe überwallt, sie befinden sich zu mehreren oder sehr vielen dicht beisammen auf Receptakeln, welche scheibenförmig oder schildförmig, sitzend oder gestielt und eigenthümlich umgeformte Zweige sind. Die Archegonien sind nur bei den Tragionieen dem Scheitel eines gewöhnlichen Sprosses eingefügt, bei den übrigen bilden sie sich auf einem metamorphosirten Zweige, der sich stielartig erhebt und seinen Gipfel in verschiedener Weise ausbildet. Ihm entspriessen die Archegonien nach unten oder auswärts gekehrt. Mit der sehr verschiedenen Form des Archegonien tragenden Theils geht eine ebenso mannigfaltige Art der Umhüllung der Archegonien durch Involucren oder Perianthien Hand in Hand. Da es nicht möglich ist, diese Verhältnisse in Kürze darzulegen, so mag die in dieser Hinsicht am vollkommensten ausgestattete Marchantia polymorpha als Beispiel dienen. Die Figurenerklärung wird hinreichen, wenigstens das Wesentlichste klar zu machen.

---

bauchständiger Segmente ausführen. Man glaubt also in der That eine Reihe von Scheitelzellen vor sich zu haben.«

1) Diese Spaltöffnungen (p. 107 Fig. 89) entstehen durch einfaches Auseinanderweichen von vier oder mehr Epidermiszellen und nachherige Theilung derselben parallel der Oberfläche (Leitgeb).

Die meist kurzgestielte Kapsel des Sporogoniums der Marchantieen enthält Schleuderzellen, die vom Grunde aus nach der Peripherie hin ausstrahlen (vergl. Fig. 236 *IX*); sie zerreisst entweder am Scheitel mit zahlreichen Zähnen, zuweilen vierlappig, oder es löst sich der obere Theil durch einen ringförmigen Riss als Deckel ab. Der eigenthümlichen Brutknospen und ihrer Behälter wurde schon oben gedacht.

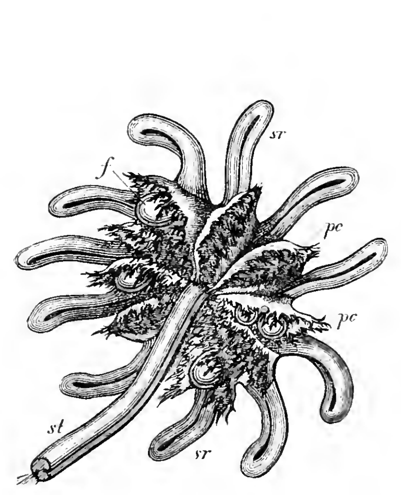



Fig. 242. Träger der weiblichen Inflorescenz von Marchantia polymorpha, von unten seitlich gesehen, etwa 6mal vergr.; *st* Stiel mit zwei Bauchrinnen; *sr* die strahligen Auswüchse des Trägers, *pc* die zwischen ihnen stehenden Hüllblätter (Perichaetium); *f* Sporogonien.

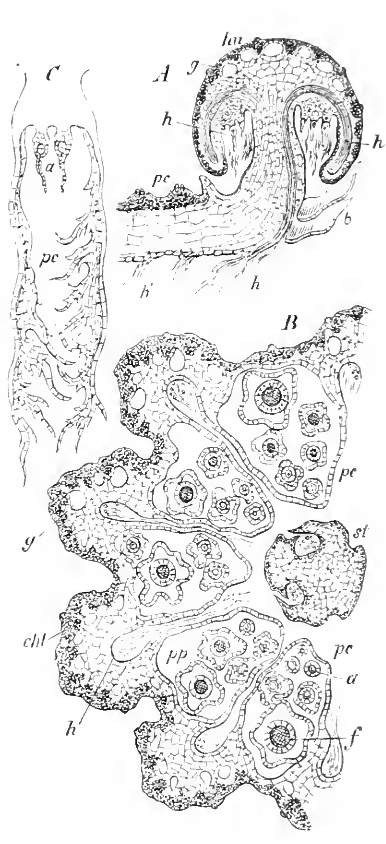



Fig. 243. Marchantia polymorpha. *A* senkrechter Längsschnitt durch einen weiblichen Hut *hu*; *b b* Blätter, *h* Wurzelhaare in seiner Bauchrinne, *g* grosse Zellen zwischen den Lufthöhlen der Oberseite. — *B* Grundriss eines älteren Hutes (halb) und seines Stieles *st*; *ch* das chlorophyllhaltige Gewebe des Hutes, grosse hyaline Zellen; *pc* die gemeinschaftlichen Hüllblätter (*pc* in Fig. 242), *a* unbefruchtete Archegonien, *pp* die Perianthien der befruchteten Archegonien. — *C* senkrechter Tangentialschnitt durch den Hut; *a* zwei Archegonien, *pc* gemeinsame Hülle der Archegonien (Perichaetium).

5) Die Jungermannieen. In dieser Familie finden sich Formen, deren Vegetationskörper ein echter, blattloser flacher Thallus ist, wie Metzgeria, Aneura, neben Uebergangsformen, deren flacher, thallusartiger Stamm Unterblätter bildet (Diplolaena) oder deren Stamm, wie bei Blasia, in der Jugend von elliptischem Querschnitt, erst mit zunehmendem Alter blattartig breit wird und Ober- und Unterblätter erzeugt; an sie schliesst sich eine Gattung »mit wenig verbreitertem, aber doch immer noch auf der Oberseite stark abgeflachtem, nur Oberblätter tragendem Stengel«; die Mehrzahl der Gattungen aber, die foliosen Jungermannieen, bilden einen dünnen fadenförmigen Stengel mit zahlreichen, breit inserirten (sitzenden), aber scharf abgesetzten Blättern, die häufig nur in zwei rückenständigen Reihen als sog. Oberblätter auftreten (Radula, Jungermannia Species mit 2 Blattreihen, Lejeunia, Plagiochila); typisch aber sind drei Blattreihen vorhanden, indem ausser den beiden rückenständigen Blattreihen noch eine bauchständige auf der Schattenseite (Amphigastrien) sich

ausbildet (Frullaria, Madotheca, Mastigobryum). Bei den peitschenförmigen Flagellenästen bleiben die Blätter sehr klein, sie können bis zum Unmerklichen schwinden.

Nicht nur bei den der Unterlage meist dicht angeschmiegten frondosen Formen macht sich die Bilateralität entschieden geltend, indem sie nur auf der Lichtseite (Rückenseite) Geschlechtsorgane, auf der Schattenseite (Bauchseite) Wurzelhaare und Blätter bilden; auch bei den foliosen tritt die Bilateralität deutlich hervor, sei es, dass sie sich dem Substrat dicht anschmiegen oder sich schief aufsteigend über dieses frei erheben; diese Bilateralität macht sich nicht blos in der Verschiedenheit der Blattbildung auf der Rücken- und Bauchseite, in der flächenförmigen Ausbreitung des Zweigsystems geltend, sondern ist wie bei den frondosen Formen auch hier schon durch das Wachsthum der Scheitelregion der Sprossenden bedingt; schon die Theilungen der Scheitelzelle und jüngsten Segmente zeigen die Bilateralität, die sich in der verschiedenen Organisation der Rücken- und Bauchseite, der (aber nicht symmetrischen) Uebereinstimmung der rechten und linken Seite des Sprosses ausspricht.

Ueber die Lage der Scheitelregion in der Tiefe einer vorderen Einbuchtung bei den frondosen Formen, sowie über die Endigung des fadenförmigen Stammes in der Blattknospe der foliosen Gattungen wurde schon oben berichtet. Die Form der Scheitelzelle und ihre Segmentirung bei dem Thallus von Metzgeria wurde p. 143 Fig. 110 ausführlich dargestellt; auch bei Aneura und Fossombronia ist sie zweischneidig. Bei Blasia dagegen ist sie nach Leitgeb vierseitig und bildet vier Segmentreihen, eine obere und untere und eine rechte und linke Reihe. »Am leichtesten lässt sich die Sache so darstellen, dass man eine zweischneidige Scheitelzelle annimmt, die durch wechselnd rücken- und bauchwärts geneigte Wände Segmente bildet, ausserdem aber werden auch seitenständige Segmente erzeugt, und aus diesen gehen die Blätter hervor, indem aus dem rückensichtigen Theil eines seitlichen Segments ein Oberblatt, aus einem mittleren Theil desselben eine Art Blattrohr, aus dem bauchsichtigen desselben Segments ein (öfter fehlschlagendes) Unterblatt sich bildet« (Leitgeb brieflich). Es wurde schon oben erwähnt, dass Leitgeb diese Art des Scheitelwachsthums auch für die Fälle (wie Pellia) annimmt, wo Kny eine Reihe von Scheitelzellen zu sehen glaubte.

Bei den Jungermannieen mit fadenförmigem, zweireihig oder dreireihig beblättertem Stamm endigt derselbe in eine dreiseitige Scheitelzelle, die in spiraliger Reihenfolge fortschreitend drei Reihen von Segmenten bildet, von denen zwei Reihen rückenständig und seitlich sind, während die dritte Reihe die Bauchseite des Stämmchens bildet. Die Hauptwände der Segmente sind einander parallel, die Segmente selbst aber gradreihig, die Reihen unter sich und mit der Wachsthumsaxe des Stammes parallel[1]. Bei den zweireihig beblätterten Arten entspringt jedem Segment der beiden seitlich rückenständigen Reihen ein Blatt; bei den dreiseitig beblätterten erzeugt ausserdem jedes Bauchsegment ein solches, das jedoch kleiner und einfacher geformt, auch quer inserirt ist, während die Insertion der Oberblätter schief zur Stammaxe ist, so dass je zwei derselben einen Winkel V mit ihren Insertionslinien bilden. Vor dem Auswachsen eines seitlichen Segments zu einer Papille, aus der sich das Blatt bildet, theilt es sich durch eine Längswand in eine obere rückensichtige und eine untere bauchsichtige Hälfte, deren jede nun eine Blattpapille bildet; daher kommt es, dass die Blätter der Jungermannieen gewissermaassen halbirt oder zweilappig sind; gewöhnlich spricht sich dies bei einfacheren Blättern durch eine mehr oder minder tiefe Einbuchtung des vorderen Randes aus, aber selbst wenn die Blätter wie bei Trichocolea vieltheilig sind, lassen sich die beiden durch die Anlage gesonderten Hälften noch erkennen. Häufig ist der Unterlappen des Blattes kleiner, eigenthümlich geformt, umgeschlagen, ausgehöhlt.

Die Verzweigung am fortwachsenden Ende der Sprosse wurde für Metzgeria schon p. 143 Fig. 110 dargestellt, sie erfolgt nach Leitgeb ähnlich wie dort auch bei den anderen frondosen mit zweischneidiger Scheitelzelle, nämlich bei Aneura und Fossombronia. Beson-

1) Vergl. in dieser Beziehung das unten bei den Laubmoosen Gesagte.

ders merkwürdig ist die von Leitgeb[1] aufgefundene sehr verschiedene Beziehung der Zweigbildung zu den Blättern. Bei Metzgeria und Aneura werden aus den Segmenten nur Zweige, keine Blätter gebildet, bei Fossombronia erscheint der Seitenspross am Segment an Stelle eines ganzen Blattes; bei einer grossen Zahl von Jungermannieen mit fadenförmigem beblättertem Stengel und dreiseitiger Scheitelzelle dagegen entspringt der Seitenspross aus dem Segment an Stelle des unteren (bauchsichtigen) Lappens der Oberblätter, so dass also hier der Zweig als die Metamorphose einer Blatthälfte betrachtet werden kann. Zur Versinnlichung dieses merkwürdigen Verhaltens mag Fig. 244 dienen, wo die Scheitelansicht eines sich verzweigenden Sprosses schematisch dargestellt ist: *I, II . . . VI* sind die Segmente der Scheitelzelle *S* des Hauptsprosses; und zwar *II, V* Segmente der Bauchseite, *I, III, IV, VI* Segmente der Rückenseite; die beiden Segmente *I* und *III* sind bereits durch je eine Längswand in eine rückensichtige und eine bauchsichtige Hälfte getheilt und in der letzteren hat sich durch Entstehung der Wände 1, 2, 3 bereits die Scheitelzelle *s* je eines Seitensprosses constituirt, während die rückensichtige Hälfte dieser Segmente zu je einem halben Oberblatt auswächst; die anderen nicht sprossbildenden Segmente wachsen zu ganzen zweilappigen Blättern aus. So verhalten sich Frullania, Madotheca, Mastigobryum, Lepidozia, Jungermannia trichophylla, Trichocolea. — Ein dritter Typus der Verzweigung findet sich endlich bei Radula und Lejeunia, wo die Blattbildung durch die Verzweigung nicht gestört wird, indem die Zweige **hinter** den Blättern, an der Basis derselben aus denselben Segmenten entspringen.

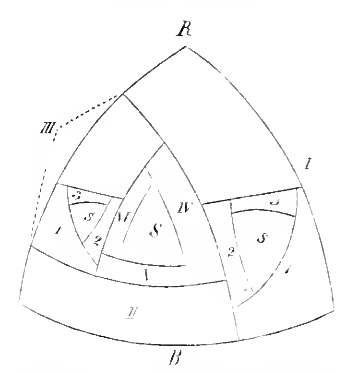


Fig. 244. Schema der Verzweigung solcher Jungermannieen, deren Seitensprosse an Stelle des Unterlappens der Oberblätter auftreten in der Scheitelansicht des Stammes; nach Leitgeb.

Aus diesen Verzweigungen, die von einzelnen bestimmt gelagerten äusseren Zellen der Segmente ihren Ursprung nehmen, fand Leitgeb neuerdings noch **endogene** Sprossbildungen; diese entspringen zuweilen aus den mit Amphigastrien versehenen Bauchsegmenten als Flagellen und Fruchtäste, während exogene Sprosse in der durch Fig. 244 dargestellten Weise entstehen, so z. B. bei Mastigobryum, Lepidozia, Calypogeia, oder sie bilden sich ohne das Vorhandensein von Unterblättern, wie bei Jungermannia bicuspidata und anderen zweireihig beblätterten Jungermannieen; zumal bei den Jungermannieen aus der Abtheilung der Trichomanoiden werden die Fruchtäste endogen angelegt, die dann wie Adventivsprosse aus älteren Stammtheilen hervorbrechen, wahrscheinlich werden aber die Mutterzellen derselben überall, wie bei Mastigobryum und Lepidozia in acropetaler Folge regelmässig schon im Urmeristem des Vegetationskegels angelegt (ähnlich wie bei den Equiseten). Endlich beruht nach Leitgeb die ganze Verzweigung vieler Jungermannieen wahrscheinlich ausschliesslich auf endogener Zweigbildung.

Die Geschlechtsorgane sind monoecisch oder dioecisch vertheilt und bilden sich bei den frondosen Gattungen auf der Rückenseite der Sprosse[2]; bei den foliosen Jungermannieen am Ende von Hauptsprossen oder besonderen, kleinen Fruchtzweigen, die häufig auf der Bauchseite endogen angelegt werden. Die Antheridien sind gewöhnlich blattwinkelständig, einzeln oder zu mehreren. Die Archegonien erscheinen gewöhnlich in Mehrzahl am Gipfel der Sprosse, entweder an solchen, die weiter unten Antheridien tragen oder an besonderen weiblichen Zweigen, die dann bei den Geocalyceen sich so aushöhlen, dass die Archegonien

1) Das Folgende z. Th. nach brieflicher Mittheilung desselben.

2) Bei Metzgeria furcata erscheinen die Antheridien und Archegonien (dioecisch) auf der concaven Rückenseite adventiver Sprosse, welche selbst auf der Bauchseite des Thallus am Mittelnerv entspringen und so gekrümmt sind, dass sie die Geschlechtsorgane wie in eine Blase einschliessen (Leitgeb).

in eine tiefe krugförmige Höhlung versinken, ein Vorgang, der ungefähr mit der Bildung einer Feige verglichen werden kann; besonders auffallend findet dies bei Calypogeia statt. Wo diese eigenthümliche Umhüllung der Archegonien nicht eintritt, da werden sie von den nächsten, benachbarten Blättern verhüllt (Perichaetium), und gewöhnlich wird ausserdem ein Perianthium gebildet, welches als eine besondere hautartige Hülle die Archegonien umwächst. Genau beschrieben sind diese Vorgänge von Leitgeb an Radula complanata. Die Haupt- wie die Seitensprosse tragen in der Regel beiderlei Arten von Geschlechtsorganen; ein solcher Spross ist hier immer längere Zeit rein vegetativ, bildet dann einige Zeit Antheridien und schliesst mit einer weiblichen Inflorescenz. Seltener kehrt er jedoch nach der Production von Antheridien wieder zur vegetativen Entwickelung zurück. Die Antheridien von Radula sind metamorphosirte Trichome; sie stehen einzeln in den Blattaxeln und sind in der Höhlung, welche der stark concave Unterlappen des Blattes bildet, vollständig eingeschlossen; sie entstehen aus der keulenförmigen Ausstülpung einer vor dem Blatt an der Basis derselben liegenden, der Stengelrinde angehörigen Zelle. — Der weibliche Blüthenstand von Radula steht immer am Ende des Haupt- oder eines Seitensprosses und enthält 3—10 Archegonien, umgeben von einem Perianthium, das wieder von zwei Blättern eingehüllt wird. Die ganze weibliche Inflorescenz (Archegonien sammt Perianthium) entwickelt sich aus der Scheitelzelle des Sprosses und den drei Segmenten des jüngsten Umlaufs. Die Archegonien entstehen aus der Scheitelzelle selbst und den acroscopen Theilen der seitlichen Segmente, deren basiscope Theile in Verbindung mit dem bauchständigen Segment zur Bildung des Perianthiums verwendet werden. Ihre Entwickelung wurde schon oben beschrieben.

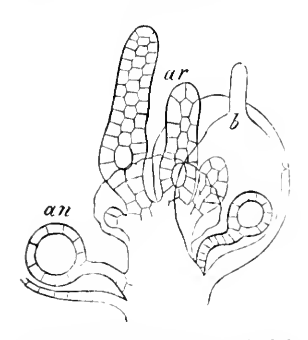



Fig. 215. Inflorescenz von Radula complanata; *ar* Archegonium, *an* Antheridien, *b* Blatt, nach Hofmeister.

Bei den von Hofmeister untersuchten Arten wird die befruchtete Eizelle zuerst durch eine Querwand, d. h. rechtwinkelig zur Archegoniumaxe getheilt. Nur die obere, dem Archegoniumhals zugewendete der beiden Zellen theilt sich weiter, sie ist die Scheitelzelle des Sporogoniums, die sich zuweilen erst noch ein- bis zweimal quertheilt, bevor in ihr eine Längswand auftritt; die beiden so entstehenden Zellen werden endlich in vier, wie Octanten einer Halbkugel, gelagerte Scheitelzellen getheilt.

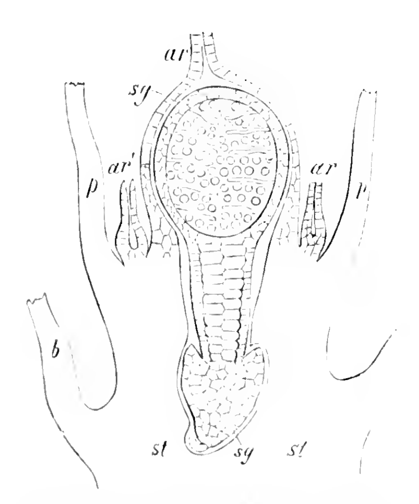



Fig. 216. Jungermannia bicuspidata, Längsschnitt des unreifen Sporogoniums *sg*, umgeben von der Calyptra *ar*; *ar'* unbefruchtet gebliebene Archegonien; *p* Basis des Perianthiums; *st* Stengel, *b* Blatt (nach Hofmeister).

Der Basaltheil des heranwachsenden Archegoniums verdickt sich rübenförmig und drängt sich in das Stengelgewebe hinab, von diesem (als der Vaginula) fest umschlossen und ernährt. Wenn das junge Sporogonium einen vielzelligen Körper darstellt, so beginnt die Differenzirung der Kapselwand von dem inneren Gewebe, welches Sporen und Schleudern bilden soll. Bei Frullania ist es eine einzige querliegende, kreisförmige Platte von Zellen unter der Kuppel der jungen Kapsel, aus denen die senkrecht stehenden Schleudern und durch weitere Theilungen die Sporenmutterzellen hervorgehen, ein Verhalten, welches an die Verhältnisse bei Sphagnum erinnert. Bei den meisten ächten Jungermannieen ist es dagegen eine aus senkrechten Zellreihen bestehende Säule

von Gewebe (umgeben von der zweischichtigen Kapselwand), aus welcher die Schleudern und Sporen hervorgehen: jene liegen in diesem Falle horizontal, von der idealen Längsaxe zur Kapselwand ausstrahlend (Fig. 246). — Bei Pellia bildet nach Differenzirung der Kapselwand das innere fertile Gewebe eine Halbkugel, aus deren Zellen die Sporen und die von unten nach oben ausstrahlenden Schleudern entstehen, ähnlich wie bei den Marchantieen.

Durch eine kräftige Streckung des bisher kurzen Stiels wird die Calyptra am Scheitel zerrissen, die kugelige Kapsel mit den bereits gereiften Sporen steigt auf dem sich rasch verlängernden Stiele des Sporogoniums hoch empor; schon während der Sporenreife ist die innere Wandschicht der Kapsel resorbirt worden; die jetzt noch vorhandene einzige Wandschicht springt am Scheitel auf und zerreisst in vier (selten mehr) longitudinale Klappen, die sich sternförmig auseinanderschlagend zugleich die Elateren mitnehmen, wobei die Sporen ausgestreut werden. Die Elateren sind im reifen Zustand lange spindelförmige dünnwandige Zellen, auf deren Innenseite 1—3 braune Schraubenbänder verlaufen.

Klasse VI.

## Die Laubmoose[1].

Die Spore erzeugt einen confervenähnlichen Vorkeim oder das Protonema, aus welchem durch seitliche Sprossung die eigentliche Laubmoospflanze, mit Differenzirung von Stamm und Blatt entsteht, an der sich die Geschlechtsorgane bilden; aus der Eizelle des befruchteten Archegoniums geht das Sporogonium hervor, in welchem die Sporen aus einem kleinen Theil des inneren Gewebes entstehen.

Der Vorkeim der Geschlechtsgeneration, das Protonema, entsteht bei den typischen Laubmoosen als schlauchförmige Ausstülpung der inneren Sporenhaut, die sich durch Spitzenwachsthum unbegrenzt verlängert und durch schiefe, nach verschiedenen Richtungen geneigte Querwände gliedert; die Gliederzellen erfahren keine intercalaren Theilungen, bilden aber unmittelbar hinter den Querwänden Zweige, die sich ebenfalls durch Querwände gliedern und gewöhnlich ein begrenztes Spitzenwachsthum zeigen; sie können ihrerseits Verzweigungen höherer Ordnung produciren. Der dem Keimschlauch gegenüberliegende Theil des Endosporiums kann sich zu einem hyalinen Rhizoid entwickeln, welches in den Boden eindringt. Die Zellhäute der Protonemafäden sind anfangs farblos, die Hauptaxen aber legen sich auf den Boden oder dringen selbst in diesen ein, und dann nehmen ihre Häute eine dunkle Färbung an; die oberirdischen Giederzellen entwickeln

---

1) W. P. Schimper: Recherches anat. et physiol. sur les Mousses (Strassburg 1848). — Lantzius-Beninga: Beiträge zur Kenntniss des Baues der ausgewachsenen Mooskapsel, insbesondere des Peristoms (mit prächtigen Abbildungen) in Nova Acta Acad. Leopold. 1847. — Hofmeister: Vergl. Unters. 1851. — Hofmeister in: Berichte der Königl. Sächs. Gesellsch. der Wiss. 1854. — Derselbe: Entwickelung des Stengels der beblätterten Muscineen (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. III). — Unger: Ueber den anat. Bau des Moosstammes (Sitzungsber. der Kais. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. 43, p. 497. — Karl Müller: Deutschlands Moose (Halle 1853). — Lorentz. Moosstudien (Leipzig 1864). — Lorentz: Grundlinien zu einer vergl. Anat. der Laubmoose (in Jahrb. f. wiss. Bot. VI. und Flora 1867). — Leitgeb: Wachsthum des Stämmchens von Fontinalis antip. und von Sphagnum, sowie Entwickelung der Antheridien derselben (in Sitzungsber. d. K. Akad. der Wiss. Wien 1868 und 1869). — Nägeli: pflanzenphys. Unters. I. Heft, p. 75. — Julius Kühn: Entwickelungsgesch. der Andreaeaceen. Leipzig 1870 (Mittheilungen aus dem Gesammtgebiet der Botanik von Schenk und Luerssen. Bd. I). — Janczewsky: Ueber Entwickelung der Archegonien, bot. Zeitg. 1872 No. 21 ff.

reichlich Chlorophyllkörner, das Protonema ernährt sich daher selbständig durch Assimilation und gewinnt nicht nur bei manchen Gattungen eine bedeutende Grösse, indem es Flächen von einem bis mehreren Quadratzollen mit seinen dicht-verwirrten Fäden rasenartig überzieht, sondern auch seine Lebensdauer ist zuweilen eine sozusagen unbegrenzte: bei den meisten Laubmoosen verschwindet es allerdings, nachdem es die belaubten Stämme als Seitenknospen erzeugt hat, wo diese letzteren aber sehr klein bleiben und kurze Lebensdauer besitzen, wie bei den Phascaceen, Pottia, Physcomitrium u. a., da bleibt das Protonema auch dann noch lebenskräftig, wenn es die belaubten Pflanzen erzeugt hat, und wenn auf diesen das Sporogonium bereits ausgebildet wird: in solchen Fällen hat man gleichzeitig alle drei Formen des Entwickelungskreises im organischen Zusam-

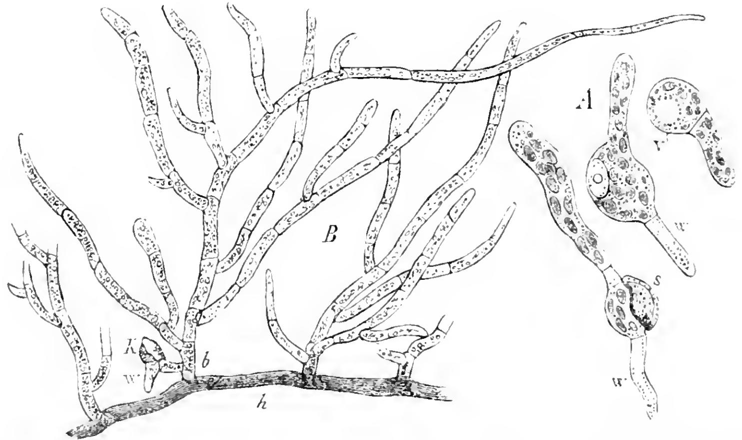



Fig. 217. Funaria hygrometrica. A keimende Sporen, v Vacuole, w Wurzelhaar, s Exosporium; B Theil eines entwickelten Protonema, etwa drei Wochen nach der Keimung; h ein niederliegender Hauptspross mit gebräunter Wandung und schiefen Querwanden, aus welchen die aufstrebenden begrenzten Zweige hervorgehen; bei K Anlage einer blättertragenden Axe mit Wurzelhaar w (A 550mal, B etwa 90mal vergr.).

menhange vor sich. Von den typischen Laubmoosen weichen die Sphagnen, Andreaeaceen und Tetraphiden, wie im Bau der Sporogonien, so auch in der Vorkeimbildung ab. Die Sporen der Sphagna erzeugen, wenigstens wenn sie auf fester Unterlage keimen, eine flächig ausgebreitete Gewebeplatte, die sich am Rande kraus verzweigt und die beblätterten Stengel erzeugt. Bei Andreaea theilt sich, nach Kühn's neuen Untersuchungen, der Inhalt der Spore noch innerhalb des geschlossenen Exosporiums in vier oder mehr Zellen, es entsteht also ein Gewebekörper, ähnlich wie in der Spore mancher Lebermoose (Radula, Frullania)[1]: endlich wachsen 1—3 peripherische Zellen zu Fäden aus, die sich auf der harten Gesteinsunterlage ausbreiten. Die Zweige dieses Protonemas können sich nun in dreierlei Weise weiter entwickeln, indem sie entweder ausser den Quertheilungen auch Längstheilungen erfahren und so bandartige, unregelmässig verzweigte Zellflächen darstellen, oder es treten ausserdem noch Theilungen parallel zur Fläche selbst ein, durch welche der Vorkeim mehrschichtig wird; solche als Gewebekörper entwickelte Vorkeime richten sich auf und verzweigen

1 Auch bei ächten Laubmoosen (Bartramia, Leucobryum, Mnium, Hypnum) tritt zuweilen die erste Querwand des Protonemas schon innerhalb der Spore auf (Kühn).

sich baum- und strauchartig; eine dritte Form endlich sind die blattartigen Vorkeimzweige, Gewebeflächen von einfachem bestimmtem Umriss. An diese letzteren schliessen sich die Flächenvorkeime von Tetraphis und Tetradontium an, die, wie eine weiter unten folgende Abbildung zeigt, am Ende längerer dünnerer Protonemafäden entstehen. (Vergl. Berggren, bot Zeitg. 1871, No. 23, 24).

Die Laubknospen, welche sich zu Moosstämmchen entwickeln, entstehen, wie es scheint, niemals am Ende eines Hauptfadens des Protonemas, sondern immer als Seitensprosse desselben. Die von mir lange gehegte Vermuthung, dass das Protonema und die ihm gleichwerthigen Rhizoiden der Bryinen eine sehr schmächtige, langgestreckte Form des Moosstämmchens selbst darstellen, ähnlich wie die nacktfüssigen Vorkeime der Charen nur einfachere Formen der Charenstämmchen sind, hat ihre Bestätigung durch die 1870—1871 von Schuch, 1873 von Müller im bot. Institut zu Würzburg gemachten Beobachtungen gefunden. Die Hauptfäden des Protonemas und die grossen Rhizoiden bilden nur in der sehr langgestreckten Scheitelzelle (niemals in den Segmenten derselben) schiefe Querwände, die aber in schraubiger Anordnung nach drei (oder mehr) Seiten hingewendet sind, ganz so, wie die Hauptwände der dreiseitigen Scheitelzelle des Moosstämmchens; doch schneiden diese Wände einander nicht, da die Segmente (Fadenglieder) sehr lang sind. Jedes Segment aber ist im Stande, hinter seiner vorderen Hauptwand eine Ausstülpung zu bilden, die durch eine der »Blattwand« entsprechende Theilung abgeschnitten wird: indem die Ausstülpung fortwächst, entsteht

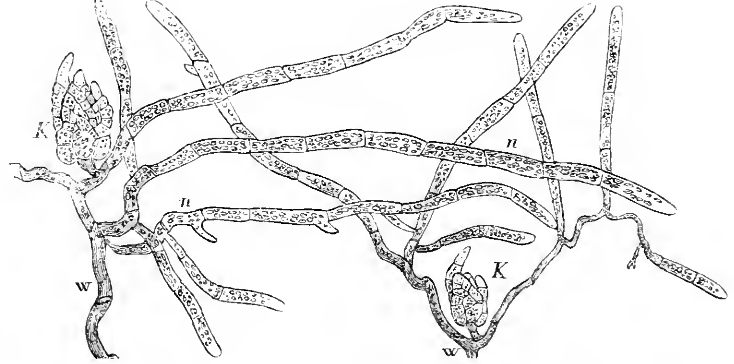



Fig. 218. Protonematischer Wurzelausschlag von Mnium hornum mit blattbildenden Knospen *k*; *w w* die Wurzelhaare eines umgekehrten Rasens, aus denen die Protonemafaden *n n* hervorsprossen (90).

in ihr zunächst eine zweite anders gerichtete Wand, welche der »Basilarwand« im Segment des Moosstämmchens entspricht; so entstehen in der Ausstülpung des Hauptfadens zwei Zellen, deren acroscope ihrer Lage nach der eigentlichen Blattmutterzelle entspricht, während die andere, basiscope Zelle einen Seitenspross erzeugt, ähnlich wie im Stämmchen, nur mit Uebergehung vorläufiger Theilungen[1]. Häufig entwickelt sich wirklich aus der acroscopen Zelle ein Blattgebilde, aus der basiscopen eine Moosknospe, oft aber werden beide oder eines von beiden Rhizoiden; die Lage der Wände entspricht vollkommen der im Moosstämmchen, nur ihre Entfernungen und das Unterbleiben der weiteren Theilungen, durch welche die Segmente des Stämmchens in Gewebekörper umgewandelt werden, unter-

1) Vergl. Fig. 116 die Wände *c*, *b*.

scheiden das Protonema vom Moosstämmchen. Wenn ein solches sich als Knospe am Protonema bildet, so entsteht diese aus der basiscopen Zelle der seitlichen Ausstülpung; oft so, dass dieselbe zuerst fadenförmig auswächst und Segmente bildet, deren Hauptwände sich nicht schneiden; darauf aber folgen Theilungen mit sich schneidenden Hauptwänden der Segmente, die nun auch blattartige Auswüchse, später wirkliche Blätter bilden. So sieht man, wie die Bildung eines Moosstämmchens aus dem Protonema wesentlich zunächst darauf beruht, dass die Hauptwände der Segmente rascher, in geringeren Zwischenräumen auf einander folgen und sich schneiden; ein Moosstämmchen ist sozusagen ein Protonemafaden mit sehr kurzen Segmenten, dessen Blattmutterzellen sofort zu breiten Blättern statt zu fadenartigen Bildungen auswachsen. Alle nur denkbaren Uebergänge bestätigen diese Deutung, die, wenn man nur die habituellen Merkmale vergleicht, sehr auffallend erscheint [1]. Ob und inwieweit die Andreaeaceen, Sphagnen u. a. sich den Bryinen ähnlich verhalten, werden weitere Untersuchungen lehren.

Die Scheitelzelle des Stämmchens ist bei Schistostega und Fissidens zweischneidig und erzeugt zwei gerade Reihen alternirender Segmente; bei den übrigen Laubmoosen ist sie dreiseitig pyramidal mit aufwärts gewölbter Grundfläche (Fig. 116): jedes Segment der Scheitelzelle wölbt sich als breite Papille nach aussen und oben; diese wird durch eine Wand (Blattwand nach Leitgeb) abgeschnitten und wächst unter weiteren Theilungen zu einem Blatte aus, während der untere innere Theil des Segments durch weitere Theilungen ein Stück des inneren Stengelgewebes erzeugt. Da nun jedes Segment ein Blatt bildet, so ist die Blattstellung durch die Lage der consecutiven Segmente gegeben; bei Fissidens werden so zwei gerade Reihen alternirender Blätter, bei Fontinalis drei gerade Reihen nach der Divergenz $^1/_3$ gebildet, indem hier die Segmente selbst in drei geraden Reihen nach $^1/_3$ liegen, weil jede neu auftretende Hauptwand der viertletzten (welche beide zu einem Segment gehören) parallel ist; bei Polytrichum, Sphagnum, Andreaea u. a. dagegen greift jede neue Hauptwand auf der einen (anodischen) Seite im Sinne der Blattspirale weiter vor, die Hauptwände eines Segments sind nicht parallel, die Segmente selbst liegen schon ihrer Entstehung nach (ohne dass dabei eine Torsion des Stengels mitwirkte) nicht in drei geraden Reihen, sondern in drei die Stammaxe umwindenden Schraubenlinien über einander, und die consecutiven Segmente und ihre Blätter divergiren um Winkel, welche nach dem Gesagten grösser als $^1/_3$ sein müssen. die Blattstellung ist $^2/_5$, $^3/_8$ u. s. w. (Man vergleiche darüber die obengenannten Arbeiten Leitgeb's, Lorentz', Hofmeister's Morphol. p. 194, auch Müller bot. Zeitg. Taf. VIII) [2].

Das unterhalb des Vegetationspunctes in Dauergewebe übergehende Urmeristem des Stammes differenzirt sich gewöhnlich in eine innere und eine peripherische Gewebemasse, die meist nicht scharf gegen einander abgegrenzt sind: die

---

1) Ich muss mich mit obigen Andeutungen begnügen, da Herr Schuch seine Untersuchungen, die ich in allen Einzelnheiten verfolgt habe, noch nicht publicirt hat; Herr Müller aber, der dasselbe Thema bearbeitet, erst später seine Ergebnisse veröffentlichen kann. — Fig. 247, 248 wurden zu einer Zeit (1866) gezeichnet, wo mir das im Text angegebene Verhalten noch unbekannt war.

2) Fasst man die Lage jeder vierten Theilung der Scheitelzelle ins Auge, so macht es den Eindruck, als ob die Scheitelzelle langsam um ihre Axe rotire, während sie blattbildende Segmente erzeugt.

peripherischen, zumal die äussersten Schichten haben gewöhnlich stark verdickte und lebhaft roth oder gelbroth gefärbte Zellwände; die Zellen des inneren Grundgewebes haben weitere Lumina und dünnere, weniger gefärbte oder farblose Wände. Bei manchen Laubmoosstengeln hat es mit dieser Differenzirung in ein äusseres mehrschichtiges Haut- und ein dünnwandiges Grundgewebe sein Bewenden (z. B. Gymnostomum rupestre, Leucobryum glaucum, Hedwigia ciliata, Barbula aloides, Hylocomium splendens u. a. nach Lorentz), während bei sehr vielen anderen noch ein axiler Strang sehr dünnwandiger und sehr enger Zellen (der Centralstrang) sich aussondert (Grimmia, Funaria, Bartramia, Mnium, Bryum, u. a. m.)[1]; nur bei Polytrichum, Atrichum und Dawsonia treten im Centralstrang starke Wandverdickungen auf, und zwar so, dass zahlreiche, sonst dünnwandige Zellgruppen, jede für sich von einer dicken Wandung umgeben, den Strang bilden; bei Polytrichum commune kommen ausserdem noch extraaxile ähnliche, dünnere Stränge vor. Zuweilen verlaufen von der Basis der Blattnerven aus Stränge dünnwandiger Zellen schief abwärts durch das Stammgewebe bis zum Centralstrang, die Lorentz als Blattspurstränge bezeichnet (z. B. bei Splachnum luteum, Voitia nivalis u. a.). — Wenn man beachtet, dass auch bei manchen Gefässpflanzen Fibrovasalstränge von höchst einfachem Bau vorkommen und die Aehnlichkeit der Cambiformzellen ächter Fibrovasalstränge mit dem Gewebe des Centralstranges und der Blattspuren der Moose gelten lässt, so können diese letzteren immerhin als rudimentäre Fibrovasalstränge einfachster Art betrachtet werden.

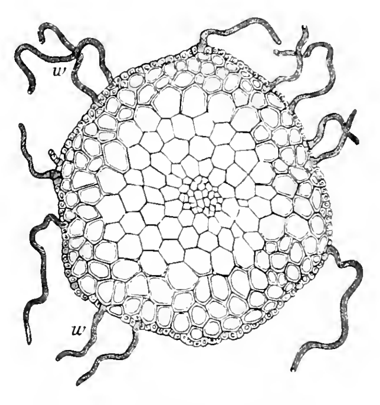


Fig. 249. Stammquerschnitt von Bryum roseum mit Wurzelhaaren w (90).

Wie oben erwähnt wurde, geht aus der breiten papillösen Vorwölbung der Segmentzelle, die durch eine Wand abgegrenzt wird, das Blatt hervor, jedoch wird noch ein unterer (basilarer) Theil dieser Zelle zur Bildung äusserer Gewebeschichten des Stammes verwendet: der apicale Theil der Papille ist die Scheitelzelle des Blattes; sie bildet zwei Reihen von Segmenten durch Theilungswände, welche senkrecht auf der Blattfläche stehen und nach rechts und links geneigt sind. Die Zahl der Blattsegmente, d. h. das Spitzenwachsthum des Blattes ist begrenzt und die aus den Segmentzellen hervorgehende Gewebebildung schreitet dann in basipetaler Richtung fort, um an der Basis schliesslich aufzuhören. Das ganze Blattgewebe ist zuweilen (z. B. bei Fontinalis) eine einfache Zellenschicht, sehr häufig aber bildet sich von der Basis gegen die Spitze hin ein Nerv, d. h. ein mehr oder minder breiter Strang, der die einschichtige Lamina in eine rechte und linke Hälfte theilt und selbst aus mehreren Zellschichten besteht: der Nerv ist zuweilen aus gleichartigen, gestreckten Zellen zusammengesetzt, häufig aber differenziren sich in ihm verschiedene Gewebeformen, unter denen besonders Züge oder Bündel enger, dünnwandiger Zellen sich oft ähnlich verhalten wie der

[1] Der Stiel des Sporogoniums ist nach Lorentz immer mit einem derartigen Centralstrang versehen.

Centralstrang des Stengels und bisweilen als Blattspurstränge zu diesem hin sich fortsetzen (vergl. Lorentz l. c.). — Der Umriss der Laubmoosblätter wechselt vom fast kreisrunden, durch breitlancettliche Formen bis zum nadelförmigen: sie sind immer ungestielt, breit inserirt: meist stehen sie dicht über und neben einander, nur an den Stolonen mancher Arten, den Brutknospenträgern von Aulacomnion und Tetraphis, sowie an der Basis mancher Laubsprosse bleiben sie sehr klein (Niederblätter) und spärlich: in der Nähe der Geschlechtsorgane bilden sie meist dichte Rosetten oder Knospen und nehmen dabei nicht selten besondere Formen und Farben an. Bei Racopilum, Hypopterygium und Cyathophorum sind zweierlei Blätter vorhanden, eine Reihe grösserer auf der einen, eine Reihe kleinerer auf der anderen Seite des Stengels. Die Blätter sind nicht verzweigt, ganzrandig, gezähnt, selten geschlitzt. — Bei manchen Arten bilden sich auf der Innen- (Ober-) fläche der Blätter eigenthümliche Auswüchse, bei den Barbulae aloideae articulirte, mit Köpfchen versehene Haare. Die Lamina, welche sonst sich rechts und links von der Medianebene ausbreitet, ist bei Fissidens aus einer fast scheidigen Basis hervorgehend in der Medianebene selbst ausgebreitet. — Das Blattgewebe ist, abgesehen von dem Mittelnerv, meist gleichartig, aus chlorophyllführenden Zellen zusammengesetzt, die zuweilen als Mamillen auf der Fläche vorspringen; bei den Sphagnen und Leucobryen differenzirt sich das Gewebe in lufthaltige und saftige, grüne Zellen von bestimmter Lagerung.

Die Verzweigung des Laubmoosstengels ist, wie es scheint, niemals dichotomisch, aber wahrscheinlich auch niemals axillar, obgleich an die Blätter gebunden; auch bei reichlicher Verzweigung ist die Zahl der Seitensprosse indessen meist viel geringer als die der Blätter; in vielen Fällen haben die Seitenzweige ein bestimmt begrenztes Wachsthum, was zuweilen zur Bildung von bestimmt geformten, gefiederten Blättern ähnlichen Verzweigungssystemen führt (Thuidium, Hylocomium); wenn der Hauptspross am Gipfel eine Blüthe bildet, so erstarkt nicht selten unterhalb derselben ein Seitenspross, der die Vegetation fortsetzt; durch solche Innovationen werden Sympodien gebildet. — Nicht selten sind Ausläufer, nackte oder kleinblättrige Sprosse, die auf oder in der Erde hinkriechend, sich später erheben und aufrechte vollbelaubte Sprosse erzeugen. Ueberhaupt ist die Verzweigung eine sehr mannigfaltige und mit der Lebensweise eng verknüpft. — Der morphologische Ort der Entstehung seitlicher Sprosse wurde von Leitgeb bei Fontinalis und Sphagnum sorgfältig untersucht und vortrefflich beschrieben. Da die beiden Gattungen sehr verschiedenen Abtheilungen angehören, so dürften die dort gefundenen Resultate allgemeine Geltung für die Klasse beanspruchen. Sie stimmen darin überein, dass die Mutterzelle (zugleich Scheitelzelle) eines Zweiges unterhalb des Blattes aus demselben Segment wie dieses hervorgeht (Fig. 116); bei Fontinalis entsteht der Zweig unter der Mediane des Blattes, bei Sphagnum aber unter der kathodischen Hälfte desselben; in Folge der weiteren Ausbildung des Muttersprosses scheint später der Seitenspross bei Sphagnum neben dem Rande eines älteren Blattes zu stehen, und ähnlich dürfte die frühere Angabe von Mettenius, wonach auch bei Neckera complanata, Hypnum triquetrum, Racomitrium canescens u. a. die Seitensprosse neben den Blatträndern stehen, zu deuten sein. Entsteht der Spross unter der Mediane eines Blattes, so kann bei geradreihiger Blattstellung wohl auch durch weiteres Wachsthum des Stengels der Schein entstehen, als ob jener über der Mediane eines älteren Blattes (axillar)

entstanden wäre. — In den Blattaxeln oder vielleicht richtiger auf der Basis der Oberfläche der Blätter entstehen nach Leitgeb bei den genannten Gattungen gegliederte Haare.

Die Dimensionen, bis zu denen die blättertragenden Axen und Axensysteme sich entwickeln, zeigen einen grossen Spielraum; bei den Phascaceen, Buxbaumien u. a. erreicht der einfache Stamm kaum 1 Millimeter Höhe, bei den grössten Hypneen und Polytricheen wird er nicht selten 2—3 und mehr Decimeter lang, wenn auch nicht in einer Axe, doch durch Innovation und Sympodienbildung noch länger (Sphagnum); weniger wechselt die Dicke des Stammes: $^1/_{10}$ Millimeter bei den kleinsten, dürfte sie nicht leicht 1 Millimeter bei den dicksten überschreiten. Dafür ist sein dichtes, äusserlich gefärbtes Gewebe aber sehr fest, oft steif, immer sehr elastisch, der Verwesung lange Widerstand leistend.

Die Wurzelhaare (Rhizoiden) spielen in der Oekonomie der Laubmoose eine ungemein wichtige Rolle; nur bei der auch sonst vielfach abweichenden Abtheilung der Sphagna sind sie sehr spärlich und kümmerlich entwickelt, bei den meisten anderen aber treten sie in grosser Anzahl wenigstens aus der Basis des Stammes hervor, oft überkleiden sie ihn gänzlich mit einem dichten rothbraunen Filz. In morphologischer Beziehung sind die Rhizoiden [1]) von dem Protonema nicht streng zu scheiden; sie entstehen als schlauchförmige Ausstülpungen der oberflächlichen Zellen des Stengels, verlängern sich durch Spitzenwachsthum und werden durch schiefe Querwände gegliedert; am fortwachsenden Ende ist die Wand hyalin und verwächst im Boden mit dessen Körnchen; später fallen diese ab, die Wand wird dicker und braun, letzeres auch bei den oberirdischen Wurzelhaaren. Die Glieder enthalten viel Protoplasma und Oeltropfen, oft auch Chlorophyll (Fig. 250 *B*). Die Verzweigung der Rhizoiden im Boden ist bei vielen Laubmoosen eine sehr reichliche, sie bilden oft einen dichten, unentwirrbaren Filz: ein solcher kann selbst oberhalb des Bodens in dichten Rasen entstehen und künftigen Generationen als Boden dienen. Bei Atrichum und anderen Polytrichaceen wickeln sich die dickeren Rhizoiden wie die Fäden eines Taues um einander, die von ihnen ausgehenden Zweige thun dasselbe, nur die feineren letzten Verzweigungen bleiben frei.

Die vegetative Propagation der Laubmoose ist so mannigfaltig und ausgiebig, wie sie wohl bei keiner anderen Abtheilung des Pflanzenreichs angetroffen wird. Sie bietet dabei die Eigenthümlichkeit, dass jederzeit der Entstehung eines neuen blättertragenden Stämmchens eine Protonemabildung vorausgeht, auch dann, wenn die Propagation durch Brutknospen eingeleitet wird. — Ausgenommen sind nur die wenigen Fälle, wo Blattknospen sich ablösen und unmittelbar fortwachsen.

Auf die verschiedenen Fälle im Einzelnen eingehend, ist nun zunächst hervorzuheben, dass sowohl das aus der Spore selbst hervorgegangene Protonema als auch die demselben entsprossenen Laubstämmchen verschiedener Propagationen fähig sind. Das ursprüngliche Protonema ist schon insofern ein Vermeh-

---

1) Die Rhizoiden scheinen sich von dem aus der Spore entstandenen Protonema wesentlich nur durch spärlichere Chlorophyllbildung, braune Wände und durch die Neigung, abwärts zu wachsen, zu unterscheiden; das Protonema bildet gewisse Zweige als Rhizoiden aus, und die Rhizoiden ihrerseits können einzelne Zweige als chlorophyllreiches, aufwärts wachsendes Protonema entwickeln; man vergl. das oben p. 361 Gesagte.

rungsorgan, als es auf seinen Zweigen nach und nach oder gleichzeitig mehrere, oft sehr viele Laubstämmchen erzeugen kann; zuweilen fallen die einzelnen Gliederzellen der Protonemazweige, nachdem sie sich kugelig abgerundet haben, aus einander, bekommen dickere Wände und werden für einige Zeit unthätig (Funaria hygrometrica), um wahrscheinlich später von Neuem Protonemafäden zu bilden. — Secundäres Protonema kann sich nun aber auch aus jedem Rhizoid, wenn es dem Licht ausgesetzt und feucht gehalten ist, bilden; (vergl. Fig. 247 und Fig. 250 *p*); bei manchen Arten (von Mnium, Bryum, Barbula u. a.) genügt es, einen Moosrasen mit seinem Wurzelfilz nach oben gekehrt einige Tage lang feucht zu halten, um Hunderte von neuen Pflanzen auf diese Weise entstehen zu sehen. Manche, scheinbar annuelle Arten, z. B. von Phascum, Funaria, Pottia, perenniren vermöge ihres Wurzelfilzes: die Pflanzen verschwinden nach der Sporenreife von der Oberfläche des Bodens vollständig bis zum nächsten Herbst, wo der Wurzelfilz wieder neues Protonema und auf diesem neue Stämmchen erzeugt.

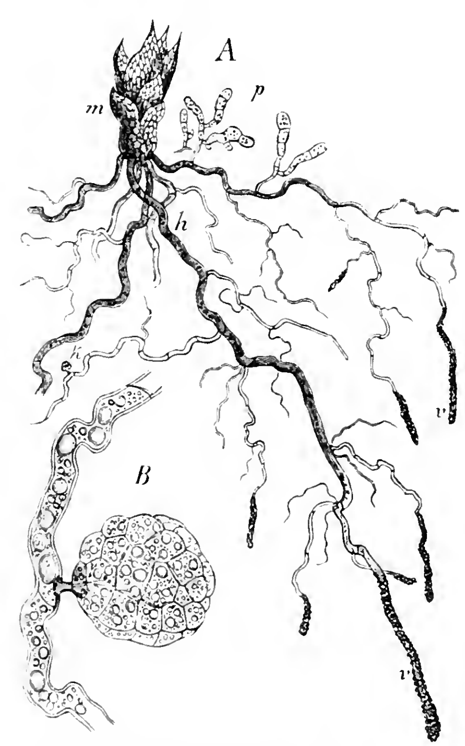



Fig. 250. *A* junges Pflänzchen einer Barbula (*m*), mit den Rhizoiden *h*, deren fortwachsende Enden *r r* mit Körnchen des Bodens verwachsen sind; bei *p* treibt ein oberflächlich hinziehendes Rhizoid chlorophyllhaltige Zweige, d. h. Protonema; bei *k* sitzt eine knollenförmige Knospe an einem unterirdischen Haarzweige; dieselbe ist in *B* stärker vergrössert (*A* 20mal, *B* 300mal vergr.).

Derartige Wurzelausschläge sind nach Schimper auch die Protonemarasen einiger Polytrichen (P. nanum, aloides) an den Böschungen von Hohlwegen und die von Schistostega osmundacea in dunkelen Höhlen. — Die Rhizoiden können aber auch unmittelbar Blattknospen erzeugen und verhalten sich in dieser Hinsicht dem Protonema völlig gleich; entstehen die Knospen an unterirdischen Verzweigungen der Wurzelhaare (Fig. 250 *B*), so bleiben sie oft als knollige, mit Reservestoffen erfüllte Körperchen von mikroskopischer Grösse so lange in Ruhezustand, bis sie gelegentlich an die Bodenoberfläche kommen, um sich hier weiter zu entwickeln (z. B. Barbula muralis, Grimmia pulvinata, Funaria hygrometrica, Trichostomum rigidum, Atrichum). Aber auch die oberirdischen Wurzelhaare können nicht nur chlorophyllhaltiges Protonema, sondern auch unmittelbar Blattknospen produciren, und Schimper führt das merkwürdige Factum an, dass bei Dicranum undulatum auf diese Weise in den perennirenden Rasen der weiblichen Pflanzen annuelle männliche Pflanzen gebildet werden, welche jene befruchten.

Selbst die Blätter vieler Laubmoose erzeugen Protonema, indem ihre Zellen einfach auswachsen und die so gebildeten Schläuche sich gliedern; so bei Ortho-

trichum Lyelli und obtusifolium; bei Orth. phyllanthum entstehen an den Blattspitzen pinselförmige Büschel keuliger, kurzgliedriger Protonemaansätze: hier sind auch noch Grimmia trichophylla, Syrrhopodon und Calymperes zu nennen. Bei Oncophorus glaucus bildet sich auf dem blühenden Gipfel der Pflanzen ein dichter Filz verschlungener Protonemafäden, die ihn am weiteren Wachsthum hindern, dafür aber später neue Rasen junger Pflanzen produciren. Bei Buxbaumia, zumal B. aphylla bilden die Randzellen der Blätter ein sie und den Stengel umstrickendes Protonema. — Endlich können auch abgeschnittene, feuchtgehaltene Blätter, z. B. von Funaria hygrometrica, Protonema austreiben lassen.

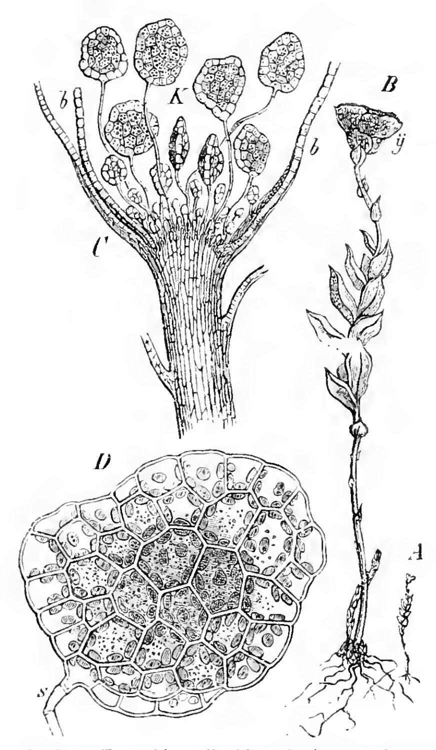



Fig. 251. Tetraphis pellucida: *A* eine Brutknospen bildende Pflanze in natürl. Grösse; *B* dieselbe vergr.; *y* der Kelch, in welchem die Brutknospen sich sammeln: *C* Längsschnitt durch den Gipfel des vorigen, *b* die Kelchblätter, *K* die Brutknospen in den verschiedensten Entwickelungsgraden; durch den jüngeren Nachwuchs werden die älteren von ihren Stielen abgerissen und über den Kelchrand hinausgedrängt. — *D* eine reife Brutknospe 500mal vergr., am Rande aus einer, in der Mitte aus mehreren Zellschichten bestehend.

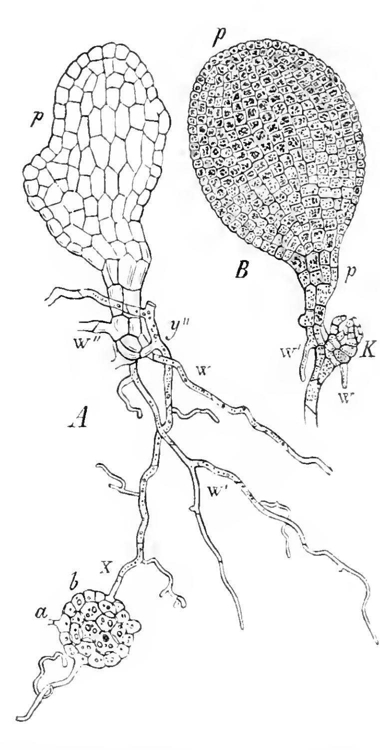



Fig. 252. *A* zeigt eine Brutknospe *b*, deren Stiel bei *a* abgerissen ist; durch Auswachsen einer Randzelle der Brutknospe hat sich der Protonemafaden *x y* gebildet, aus welchem das Flächengebilde *p* als seitliche Sprossung hervorging; dieses hat die Wurzelhaare *w*, *w'*, *w''* getrieben (100); *B* ein Flächenvorkeim *p*, aus dessen Basis eine Blattknospe *K* und Wurzelhaare *w*, *w'* hervorsprossen; oft treibt die Basis des Flächenvorkeims zahlreiche neue Flächenvorkeime aus, bevor es zur Bildung einer Blattknospe kommt.

B r u t k n o s p e n, welche gleich denen der Marchantien gestielte Zellkörper von zweispitziger oder linsenförmiger Gestalt darstellen, kommen bei Aulacomnion androgynum auf dem Gipfel einer blattlosen Verlängerung des belaubten Stämmchens (Pseudopodien) vor, bei Tetraphis pellucida eingehüllt von einem mehrblättrigen zierlichen Kelch, aus welchem sie später herausfallen; diese letzteren

treiben dann protonematische Fäden, die zuerst einen flächenförmigen Vorkeim erzeugen, auf dem endlich neue Laubknospen entstehen (Fig. 251 u. 252).

Schliesslich können als Vermehrungsorgane noch die abfallenden Zweigknospen von Bryum annotinum und die sich ablösenden Zweige von Conomitrium julianum und Cinclidotus aquaticus (nach Schimper) angeführt werden.

Die Geschlechtsorgane der Laubmoose finden sich gewöhnlich zahlreich am Ende einer Laubaxe [1]) umgeben von oft besonders geformten Hüllblättern und vermischt mit Paraphysen; eine solche Vereinigung kann der Kürze wegen eine Blüthe genannt werden. Die Blüthe der Laubmoose begrenzt entweder eine Hauptaxe (acrocarpe Moose), oder diese ist unbegrenzt und die Blüthe tritt am Ende einer Axe 2. oder 3. Ordnung auf (pleurocarpische Moose). Innerhalb einer Blüthe können Antheridien mit Archegonien auftreten (bisexuelle Blüthen), oder sie enthält nur eine Art von Geschlechtsorganen, und dann können die Blüthen monoecisch oder dioecisch sein; zuweilen erscheinen die männlichen auf kleineren Pflänzchen von kürzerer Lebensdauer (Funaria hygrometrica, Dicranum undulatum u. a.). Ihrem äusseren Ansehen nach sind die bisexuellen Blüthen den weiblichen ähnlich, während die männlichen einen andern Habitus zeigen. In den

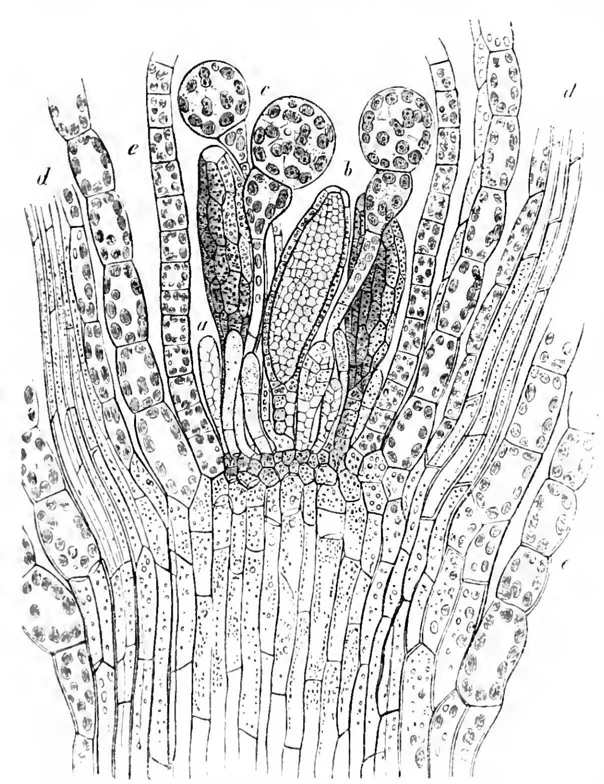



Fig. 253. Längsschnitt des Gipfels eines sehr kleinen männlichen Pflänzchens von Funaria hygrometrica (300): *a* junges, *b* fast reifes Antheridium im Längsschnitt, *c* Paraphysen; *d* Blätter im Mittelnerv durchschnitten, *e* Blätter in der Lamina durchschnitten.

ersteren finden sich die Archegonien und Antheridien entweder neben einander auf dem Gipfel des Stammes im Centrum der Hülle (Perichaetium) oder in zweierlei Gruppen oder getrennt durch besondere Hüllblätter, und dann stehen die Antheridien in den Axeln derselben in einer Schraubenlinie geordnet, die centrale Gruppe der Archegonien umgebend. — Die Form der Blüthenhülle ist bei den weiblichen und bisexuellen die einer verlängerten, fast geschlossenen Knospe, von mehreren Umgängen der Blattspirale gebildet; diese Blätter sind den Laubblättern ähnlich und werden nach innen kleiner, um nach der Befruchtung desto

1) Ausnahme machen die männlichen Zweige von Sphagnum (s. unten).

stärker zu wachsen. Die männliche Blüthenhülle (Perigonium) besteht aus breiteren, derberen Blättern und zeigt dreierlei Formen; gewöhnlich ist sie knospenförmig und ähnelt der weiblichen Blüthe, sie ist aber kürzer und dicker, ihre Blätter oft roth gefärbt und an Grösse nach aussen abnehmend: diese Blüthen sind immer seitenständig; die köpfchenförmigen sind dagegen immer terminal an einem stärkeren Spross, sie sind kugelig, ihre Blätter breit, an der Basis scheidig, verdünnt und zurückgebogen am oberen Theil, sie werden nach innen kleiner und lassen das Centrum der Blüthe mit den Antheridien frei; diese Blüthen werden zuweilen von einem nackten Stiel, einer Verlängerung des Stengels, getragen (Splachnum, Tayloria); endlich bestehen die scheibenförmigen männlichen aus Hüllblättern, welche von den Laubblättern sehr verschieden sind; die Hüllblätter sind breiter und kürzer, am oberen Theil horizontal ausgebreitet, zart und blassgrün, orange oder purpurroth gefärbt, sie werden immer kleiner, je mehr sich die Blattspirale dem Centrum nähert, die Antheridien stehen in ihren Axeln (Mnium, Polytrichum, Pogonatum, Dawsonia). — Die Paraphysen stehen zwischen oder neben den Geschlechtsorganen, sie sind in der weiblichen Blüthe immer articulirte Fäden, in der männlichen bald fadenförmig, bald spatelförmig, am oberen Theil aus mehreren Zellreihen bestehend.

Die Antheridien sind im fertigen Zustand gestielte Säcke mit einschichtiger Wandung, deren Zellen Chlorophyllkörner enthalten, die aber bei der Reife sich gelb oder roth färben. Bei den Sphagnen und Buxbaumia sind die Antheridien beinahe sphärisch, sonst aber bei den Laubmoosen lang keulenförmig; sie öffnen sich bei den Sphagnen ähnlich wie die der Lebermoose, bei den übrigen Abtheilungen durch einen Riss über den Scheitel, durch welchen die Spermatozoiden in ihren Bläschen als dicker schleimiger Brei hervortreten. Sie sind anfangs noch in eine schleimige Zwischenmasse eingebettet, die aber in Wasser zerfliesst, während die Spermatozoiden sich aus dem Bläschen freimachen und fortschwimmen.

Die morphologische Bedeutung der Antheridien ist nach den sorgfältigen Untersuchungen Leitgeb's eine sehr verschiedene: bei Sphagnum entsteht die Mutterzelle des Antheridiums genau an demselben Ort, wo sonst ein Spross entstehen würde, d. h. aus dem unter der kathodischen Hälfte des Blattes liegenden Segmenttheil der Axe des Antheridiensprosses: die Antheridien können hier also als metamorphosirte Sprosse gelten; bei Fontinalis dagegen sind sie innerhalb derselben Blüthe von verschiedener Bedeutung: das erste ist die unmittelbare Verlängerung der Axe des Sprosses, es entsteht aus seiner Scheitelzelle; die nächstfolgenden entwickeln sich aus den letzten normalen Segmenten derselben, gleichen also nach Anlage und Stellung den Blättern; die zuletzt auftretenden Antheridien endlich zeigen den morphologischen Charakter von Trichomen, sowohl in der veränderlichen Zahl, als auch in ihrer Entwickelung aus Oberhautzellen und in der Unbestimmtheit des Ortes ihrer Entstehung. Ganz ähnlich wie Fontinalis verhält sich nach Kühn Andreaea. — Die Mutterzelle des Antheridiums von Fontinalis constituirt sich als Scheitelzelle, welche zwei alternirende Reihen von Segmenten bildet (bei dem scheitelständigen ältesten Antheridium giebt also die Scheitelzelle des Sprosses ihre dreireihige Segmentirung auf, um in die zweireihige überzugehen). Diese Segmente werden durch tangentiale Wände zunächst so getheilt, dass der Querschnitt des jungen Organs (der zwei Segmente trifft)

vier äussere und zwei innere Zellen zeigt; aus jenen entsteht durch weitere Theilung die einschichtige Wand des Antheridiums, aus diesen das kleinzellige Gewebe, welches die Spermatozoiden erzeugt. Sehr ähnlich verhält sich auch in dieser Beziehung Andreaea; die Urmutterzelle des Antheridiums tritt als Papille hervor und wird durch eine Querwand abgeschnitten; die untere Zelle erzeugt einen polsterartigen Fuss; die obere theilt sich durch eine Querwand abermals in eine untere, aus deren Theilungen das Gewebe des Stiels, und eine obere, aus welcher der Körper des Antheridiums entsteht; die Bildung des letzteren geschieht in derselben Weise wie bei Fontinalis. Bei Sphagnum wird der lange Stiel durch Quertheilungen der fortwachsenden Papille, welche das Antheridium erzeugt, angelegt, worauf die Segmentscheiben sich über's Kreuz theilen, dann schwillt die Endzelle an und theilt sich durch schiefe Wände von ziemlich unregelmässiger Stellung; es wird so ein Gewebekörper gebildet, der später ebenfalls aus einer einschichtigen Wand und einem inneren, sehr kleinzelligen Gewebe besteht, das die Spermatozoiden erzeugt.




Fig. 251. Funaria (hygrometrica): *A* aufplatzendes Antheridium, *a* die Spermatozoiden (350); *B* letztere stärker vergrössert, *b* im Bläschen; *c* freies Spermatozoid von Polytrichum (800).

Das Archegonium besteht im entwickelten Zustand aus einem massiven, ziemlich langen Fuss, der den eiförmig gerundeten Bauch trägt, über diesem erhebt sich ein langer dünner, gewöhnlich um seine Axe gedrehter Hals. Die schon vor der Befruchtung aus einer doppelten Zellschicht bestehende Bauchwand geht oben continuirlich in die einfache, aus 4—6 Reihen bestehende Wand des Halses über (Fig. 256). Bauch und Hals umschliessen eine axile Zellreihe, deren unterste im Bauch gelegene, eirunde Zelle aus ihrem Protoplasmakörper durch Verjüngung die primordiale Eizelle erzeugt, während die darüber liegenden axilen Zellen vor der Befruchtung verschleimen; dieser Schleim drängt die vier Scheitelzellen (Deckzellen) des Halses aus einander und öffnet so den Halscanal, der den Spermatozoiden den Eintritt in die Eizelle gestattet; unsere Fig. 256 *B* zeigt die Reihe der Canalzellen bei beginnender Desorganisation und bei noch geschlossenen Deckzellen des Halses. — Betreffs der morphologischen Bedeutung der Archegonien hatte schon Leitgeb gezeigt, dass wenigstens das erste Archegonium von Sphagnum unmittelbar aus der Scheitelzelle des weiblichen Sprosses entsteht; neuerdings fand Kühn, dass bei Andreaea das erste aus der Scheitelzelle, die folgenden aus den letzten Segmenten derselben sich bilden, ähnlich wie die Antheridien desselben Mooses und die von Fontinalis. Nach Präparaten, welche Schuch im Würzburger Laboratorium herstellte, entsteht auch bei typischen Laubmoosen das erste Archegonium aus der Scheitelzelle des Sprosses.

Die Zellenfolge bei dem Aufbau des Archegoniums wurde von Kühn bei Andreaea, von Janczewski bei den Phascaceen, Bryinen und bei Sphagnum studirt. Wie bei den Lebermoosen entsteht auch hier das ganze Archegonium aus einer Ausstülpung einer oberflächlichen Zelle des Vegetationskegels. Die Ausstülpung theilt sich durch eine Querwand in eine untere (dem Stielchen der Lebermoose

entsprechende) und in eine obere äussere Zelle; in diesen entstehen zunächst zwei entgegengesetzt geneigte schiefe Wände, ähnlich wie im Antheridium. Diese beiden schiefen Zellen erzeugen später das Gewebe des unteren Bauchtheils und des Fusses, welche hier viel massiger entwickelt sind, als bei den Lebermoosen (Fig. 255 *B*, 256 *B*). Die obere Archegoniumzelle zeigt nun ganz dieselben Theilungen wie bei den Lebermoosen; die Entstehung der Bauchwand und der Centralzelle ist ganz dieselbe wie dort (p. 349), ein auffallender Unterschied besteht aber in der Fortbildung des Halstheils: während bei den Lebermoosen die erste

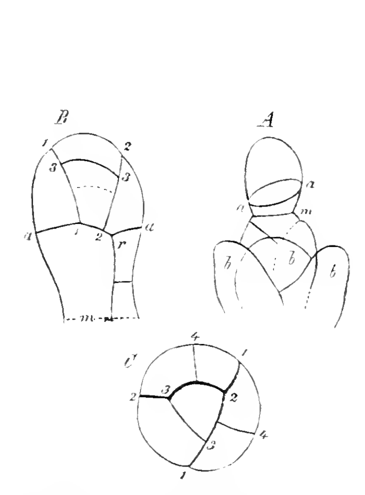



Fig. 255. Erste Entwickelungszustände des Archegoniums von Andreaea nach Kühn; *A* endständiges Archegonium aus der Scheitelzelle des Sprosses entstehend, *B* nach Anlage der Deckzelle, *C* Querschnitt des jungen Bauchtheils. — (*b b* in *A* jüngste Blätter.

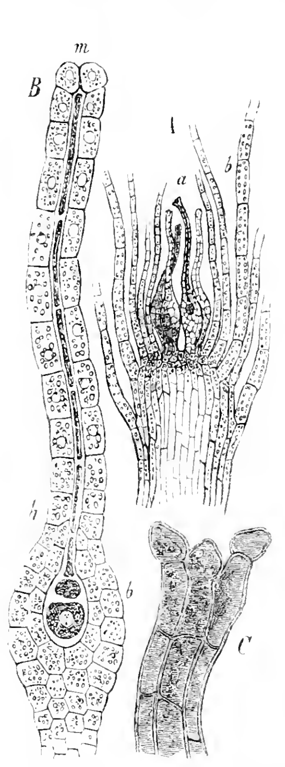



Fig. 256. Funaria hygrometrica: *A* Längsschnitt des Gipfels einer schwachen weiblichen Pflanze (100); *a* Archegonien, *b* Blätter; *B* ein Archegonium 550mal vergr.; *b* Bauch mit der Centralzelle, *h* Hals, *m* Mündung, noch geschlossen; die Zellen des axilen Stranges beginnen zu verschleimen (Präparat nach dreitägigem Liegen in Glycerin): rechts unten der Mündungstheil des Halses eines befruchteten Archegoniums mit dunkelroth gefärbten Zellwänden.

Quertheilung der Innenzelle eine obere Zelle liefert, die selbst schon den Deckel des Archegoniums darstellt, wächst dieselbe Zelle hier vielmehr als Scheitelzelle fort, erzeugt durch successive Längstheilungen einige Stockwerke von Zellen, deren je drei äussere eine innere Canalzelle einschliessen, die sich übrigens ganz ähnlich verhält, wie das einzige Stockwerk (von Halszellen bei den Lebermoosen. So entsteht ein langer, aus 6 äusseren Zellreihen und den Canalzellen gebildeter, später tordirter Hals, der unten in die aus zwei (bei Sphagnum aus vier) Schichten bestehende Bauchwand übergeht. Die Centralzelle, welche früher auch hier wie bei den Lebermoosen angelegt wurde, zerfällt durch eine Querwand in eine obere, die Bauchcanalzelle, und eine untere, deren Protoplasma durch Contraction

die Eizelle liefert (Fig. 256 *B*). Die Verschleimung sämmtlicher Canalzellen und die Oeffnung des Halses erfolgen ähnlich wie bei den Lebermoosen.

3) **Das Sporogonium**, welches aus der befruchteten Eizelle entsteht, erreicht bei Sphagnum seine fast volle Entwickelung innerhalb des lebhaft mitwachsenden Archegoniumbauches, der sich zur Calyptra umbildet; bei den übrigen Laubmoosen wird aber die Calyptra meist lange vor der Ausbildung der Sporenkapsel durch das sich streckende Sporogonium an ihrer Basis von der Vaginula abgerissen und (mit Ausnahme von Archidium und Verwandten) als Mütze emporgehoben. Der Hals des Archegoniums, dessen Wände sich tief rothbraun färben, krönt noch lange Zeit den Scheitel der Calyptra. Das Sporogonium aller Laubmoose besteht aus einem Stiel (der Seta) und dem Sporenbehälter (Kapsel, Urne); der erstere ist aber bei Sphagnum, Andreaea und Archidium sehr kurz, in den meisten andern Fällen lang oder sehr lang und immer mit seiner Basis dem Gewebe des Stammes eingepflanzt, welches nach der Befruchtung unter und neben dem Archegonium wuchernd einen scheidenartigen Wall, die Vaginula, bildet; auf ihrer äusseren Böschung sieht man noch oft die unbefruchteten Archegonien, da in einer Blüthe meist nur eines befruchtet wird oder doch nur das zuerst befruchtete seinen Embryo vollständig ausbildet. — Die Kapsel besitzt bei allen Laubmoosen eine aus mehreren Zellschichten gebildete Wandung mit deutlicher Epidermis, welche zuweilen Spaltöffnungen[1]) erzeugt; niemals wird das ganze innere Gewebe zur Sporenbildung verwendet, wenn auch bei Archidium später durch die Sporen verdrängt; innen bleibt ein grosser Theil des mittleren Gewebes als sogen. Columella übrig, in deren Umfang die Sporenmutterzellen entstehen. Der Bau der ausgebildeten Kapsel, und zumal die zum Zweck der Sporenaussaat getroffenen Einrichtungen, sind aber bei den Hauptabtheilungen der Laubmoose so verschieden, dass es besser ist, sie im Einzelnen näher zu betrachten, und dies um so mehr, als wir dadurch zugleich die Charakteristik der grösseren natürlichen systematischen Gruppen gewinnen werden.

Weniger verschieden ist, wie zu erwarten, die erste Anlage des Sporogoniums; das befruchtete Ei umkleidet sich zunächst mit einer Zellhaut, wächst noch bedeutend heran und theilt sich dann durch eine (horizontale? oder) schwach geneigte Wand; bei Bryum argenteum theilt sich nach Hofmeister die obere (dem Hals zugekehrte) Zelle noch 1—2mal durch Querwände, erst dann erfolgt die erste schiefe Theilung der Scheitelzelle, die bei Phascum, Funaria, Andreaea, Fissidens schon in der oberen der beiden ersten Theilzellen eintritt. Die Scheitelzelle bildet nun durch alternirend geneigte Scheidewände zwei Reihen von Segmenten, die zunächst durch radiale senkrechte Wände getheilt werden, denen nun weitere, zumal zahlreiche Quertheilungen folgen. So wird das junge Sporogonium am Scheitel fortwachsend in einen meist spindelförmigen vielzelligen Körper verwandelt, dessen unteres Ende sich an dem Längenwachsthum nicht betheiligt. Eine Anschwellung dieses unteren Endes, wie sie bei den Lebermoosen gewöhnlich vorkommt, findet bei Sphagnum und Archidium statt. Der

1) Die Spaltöffnungen auf den Kapseln der Laubmoose haben, wie Schimper gezeigt hat, die Eigenthümlichkeit, dass die Mutterzelle nicht eigentlich in zwei Schliesszellen zerfällt, indem die Theilungswand unvollständig ist und sozusagen nur einen Pfeiler zwischen Aussen- und Innenwand der Mutterzelle bildet; dieser Pfeiler spaltet sich in zwei Lamellen, zwischen denen sich nun der Porus bildet.

Sporenbehälter entsteht durch eine unterhalb des unthätig werdenden Scheitels des Sporogoniums eintretende kugelige, eiförmige, cylindrische, oft unsymmetrische Anschwelllung, die bei den typischen Laubmoosen erst nach der Streckung des spindelförmigen oder cylindrischen Sporogoniums und nach Emporhebung der Calyptra angelegt wird. Die innere Differenzirung dieses anfangs homogenen Gewebekörpers liefert die mannigfaltigen Gewebebildungen, durch welche die Urne der Laubmoose ausgezeichnet ist, und besonders die Sporenmutterzellen, die sich vor der Sporenbildung isoliren nnd dann je 4 Sporen durch Theilung bilden. Zuerst wird im Inhalt der Mutterzelle eine Zweitheilung angedeutet, aber meist nicht ausgeführt, indem die Viertheilung sofort eintritt. Die Vorbereitung zur Sporenbildung erfolgt innerhalb derselben Kapsel überall gleichzeitig. Die reifen Sporen sind rundlich oder tetraëdrisch, mit einem dünnen, feingranulirten Exospor umgeben, welches gelblich, bräunlich, purpurn gefärbt ist. Neben Protoplasma enthalten sie Chlorophyll und Oel. Ihre Grösse ist bei Archidium, wo nur 16 in einer Kapsel sich bilden, etwa $^1/_5$ Mm., bei der hochausgebildeten Dawsonia kaum $^1/_{200}$ Mm. (Schimper). Die Sporen bleiben trocken aufbewahrt oft lange keimfähig, im Feuchten keimen sie oft nach wenigen Tagen, bei Sphagnum nach 2—3 Monaten.

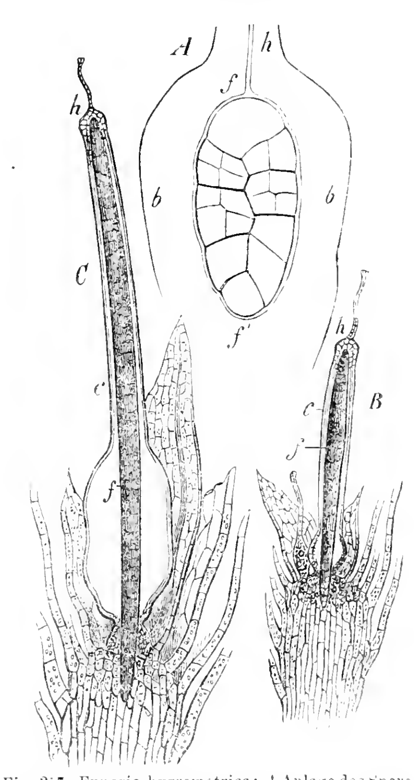



Fig. 257. Funaria hygrometrica: *A* Anlage des Sporogoniums *f f'* im Bauche *b b* des Archegoniums (optischer Längsschnitt, 500). — *B*, *C* verschiedene weitere Entwickelungsgrade des Sporogoniums *f* und der Calyptra *c*; *h* Hals des Archegoniums (ungefähr 40mal vergr.).

Die zur Ausbildung des Sporogoniums nöthige Zeit ist bei den verschiedenen Arten sehr verschieden, aber im Verhältniss zur Kleinheit des Körpers, um den es sich handelt, meist sehr lang. Die Pottien blühen im Sommer und reifen ihre Sporen im Winter, die Funarien blühen beständig und haben beständig Sporogonien in allen Entwickelungsgraden, sie brauchen wahrscheinlich 1—2 Monate, Phascum cuspidatum entwickelt sich im Herbst aus seinem unterirdischen perennirenden Protonema und reift seine Sporen in wenigen Wochen vor dem Winter. Dagegen blühen die Hypnen der Sümpfe (H. giganteum, cordifolium, cuspidatum, nitens u. a.) im August und September und reifen ihre Sporen im Juli des nächsten Jahres, sie brauchen oft 10 Monate zur Ausbildung ihrer Sporogonien; H. cupressiforme hat im Herbst gleichzeitig Blüthen und reife Sporen, braucht also ein Jahr, ebensolange brauchen manche Bryum und Philonotis, auch manche im Mai und Juni blühende Polytrichen (Klinggräff, Bot. Zeitung 1860, p. 344).

Die Klasse der Laubmoose kann naturgemäss eingetheilt werden in vier gleichwerthige, neben einander stehende Gruppen

1) Sphagnaceen,
2) Andreaeaceen,
3) Phascaceen,
4) Aechte Laubmoose (Bryinae),

von denen 1) nur eine Gattung, 2) und 3) nur wenige Gattungen, 4) alle übrigen ungemein zahlreichen Gattungen umfasst; die ersten 3 Gruppen erinnern in mancher Hinsicht an die Lebermoose, selbst die ächten Laubmoose beginnen ihre Reihe mit einigen Gattungen, die noch Anklänge an jene zeigen; die niedrigsten Formen aller Gruppen zeigen manche Aehnlichkeiten, die den höchstentwickelten fehlen, es sind also 4 divergirende Reihen.

1) Die Sphagnaceen[1]) umfassen nur die eine Gattung: Sphagnum. Wenn die Sporen im Wasser keimen, so entwickeln sie ein verzweigtes Protonema, an welchem die Blattknospen unmittelbar seitlich erscheinen (Fig. 258 *C*); auf fester Unterlage dagegen bildet das kurze Protonema zunächst einen sich verzweigenden Flächenvorkeim (Fig. 259), auf welchem,

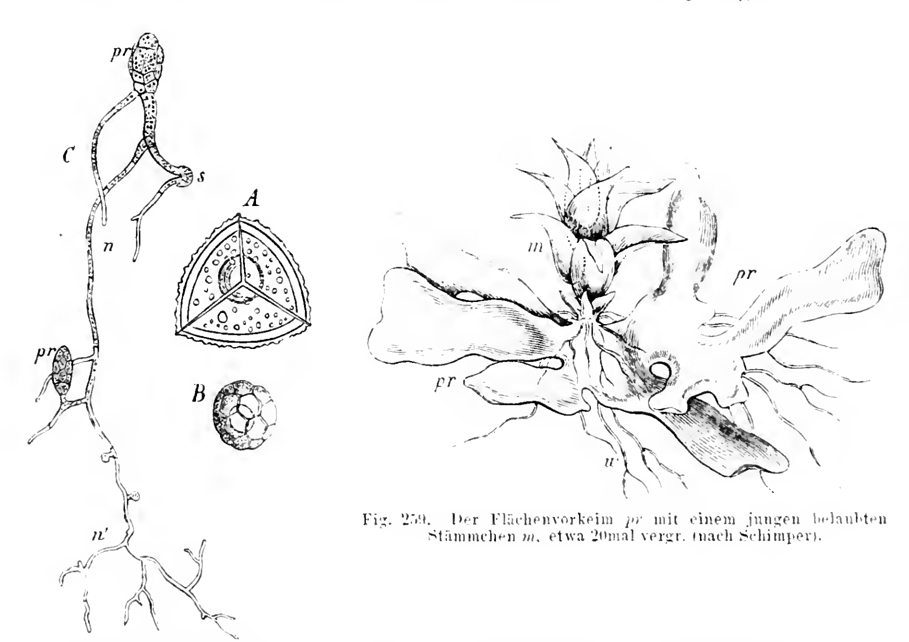



Fig. 259. Der Flächenvorkeim *pr* mit einem jungen belaubten Stämmchen *m*, etwa 20mal vergr. (nach Schimper).

Fig. 258. Sphagnum acutifolium nach Schimper: *A* eine grosse Spore, vom Scheitel aus gesehen; *B* eine Mikrospore; *C* ein Protonema, *n*, *n'* aus der Spore *s* entstanden, bei *pr* die Anfänge junger Pflanzen.

(ähnlich wie bei Tetraphis) die Blattknospen hervortreten; die beblätterten Stengel erzeugen nur in ihrer Jugend feine Wurzelhaare, die reiche Protonemabildung ächter Laubmoose fehlt ihnen gänzlich. — Der erstarkte Stamm bringt seitlich neben jedem vierten Blatt einen Zweig hervor, der sich schon in frühester Jugend wieder mehrfach verzweigt; es entstehen also regelmässig gestellte Zweigbüschel, die am Gipfel des Stammes ein Köpfchen bilden, tiefer abwärts aber weiter aus einander rücken. Die einzelnen Zweige entwickeln sich in verschiedener Weise; unter dem Gipfel tritt jedes Jahr nach der Fruchtreife einer hervor, der sich dem Hauptstamme gleich ausbildet und neben dessen Fortsetzung emporwächst, so

1) W. P. Schimper: Versuch einer Entwickelungsgeschichte der Torfmoose. Stuttgart 1858 (mit vielen prachtvollen Tafeln).

dass der Stamm jährlich eine falsche Gabelung bekommt; durch langsam von unten her fortschreitendes Absterben der Pflanzen werden diese Innovationssprosse später abgetrennt und selbständige Pflanzen. Von den Zweigen jedes Büschelastes dagegen wenden sich einige abwärts, sie werden lang und dünn, fein zugespitzt und legen sich dicht an den Hauptstamm abwärts an, eine dicht anliegende Hülle um ihn bildend; andere Zweige jedes Buschels wenden sich auswärts und aufwärts. — Die mit breiter Basis dem Stamm und den Zweigen aufsitzenden, meist nach der Divergenz $^2/_5$ geordneten Blätter sind zungenförmig oder vorn zugespitzt und, mit Ausnahme der ersten am jungen Stamm, aus zweierlei, regelmässig angeordneten Zellen zusammengesetzt; das junge Blatt besteht selbstverständlich aus gleichartigem Gewebe, bei der weiteren Ausbildung differenziren sich aber die Zellen der nervenlosen Lamina in grosse, weite, ungefähr lang rhombische und in enge, schlauchartige, die zwischen jenen hinlaufen, sie begrenzen und unter sich netzartig verbunden sind; sie sind zwischen jenen gewissermaassen eingeklemmt; die grossen Zellen verlieren ihren gesammten Inhalt, erscheinen daher farblos, ihre Wände zeigen unregelmässige, weitläufig gewundene schmale Schraubenbänder, ausserdem grosse Tüpfel, deren jedes mit einer Verdickungsleiste umrandet ist, während die das Tüpfel verschliessende Hautstelle resorbirt wird; so entstehen grosse meist kreisrunde Löcher in der Membran der farblosen Zellen. Die dazwischen liegenden schlauchförmigen, engen Zellen behalten ihren Inhalt, bilden Chlorophyllkörner und stellen also das ernährende Blattgewebe dar, dessen Gesammtfläche aber geringer ist, als die des farblosen Gewebes (Fig. 261). — Die Axen bestehen aus drei Gewebeschichten, deren innerste einen axilen Cylinder dünnwandiger, farbloser, parenchymatischer langgestreckter Zellen darstellt; er ist umhüllt von einer Schicht dickwandiger, getüpfelter, in den Wänden braun gefärbter, fester (verholzter?) prosenchymatischer Zellen; das Hautgewebe der Axen endlich besteht aus 1—4 Schichten sehr weiter, dünnwandiger, inhaltsloser Zellen, die bei Sph. cymbifolium ähnlich denen der Blätter Spiralfasern und runde Löcher besitzen (vergl. Fig. 84, p. 98). Diese farblosen Zellen, sowohl der Blätter als der Hautschicht des Stammes und der Zweige, dienen der Pflanze als Capillarapparate, durch welche das Wasser der Sümpfe, auf denen sie wächst, emporgehoben und den Gipfeltheilen zugeleitet wird; daher kommt es, dass die beständig aufwärts wachsenden Sphagnen, auch dann, wenn ihre Rasen schon hoch über dem Niveau des Wassers stehen, doch bis zum Gipfel hinauf schwammartig durchwässert sind.

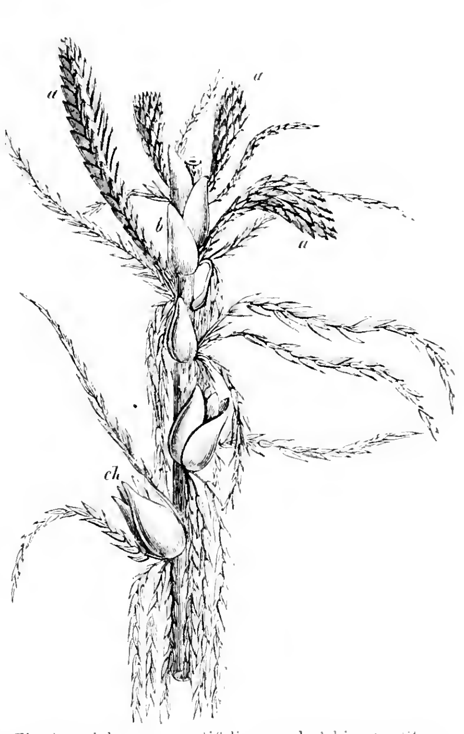


Fig. 260. Sphagnum acutifolium nach Schimper; Stammstück unterhalb des Gipfels; *a* die männlichen Zweige, *b* Blätter des Hauptstammes, *ch* Perichaetialäste mit alten, noch eingeschlossenen Sporogonien (5—6mal vergr.).

Die Archegonien und Antheridien entstehen auf Zweigen der Büscheläste, so lange diese noch dem Gipfel des Hauptstammes nahe sind, dem Köpfchen des Gipfel angehören. Die Blüthezeit fällt meist in den Herbst und Winter, ohne indessen ausschliesslich darauf beschränkt zu sein. Antheridien und Archegonien sind immer auf verschiedene Zweige vertheilt, zuweilen auch dioecisch, und in diesem Falle bilden männliche und weibliche Pflanzen

abgesonderte grössere Rasen. Wenn während der Ausbildung der Sporangien bei trockenem Wetter kein weiteres Wachsthum des Hauptstammes eintritt, so findet man diese später noch an den Gipfelköpfchen vor, erfolgt aber bei hinreichendem Wasservorrath starkes Längenwachsthum, so rucken die fertilen Zweige aus einander und erscheinen tiefer am Stamm, die Sporogonien und älteren Antheridienkätzchen sind also von dem Gipfel entfernt, obgleich sie zur Blüthezeit diesem nahe standen. Die antheridientragenden Zweige zeichnen sich gewöhnlich schon äusserlich durch ihre dicht gedrängten, schöne Orthostichen oder schraubige Parastichen bildenden Blätter aus, die sich dachziegelartig decken und häufig gelb, schön roth oder besonders dunkelgrün gefärbt sind und daran leicht erkannt werden (Fig. 260 *a*, *a*). Die Antheridien stehen am ausgebildeten Spross neben den

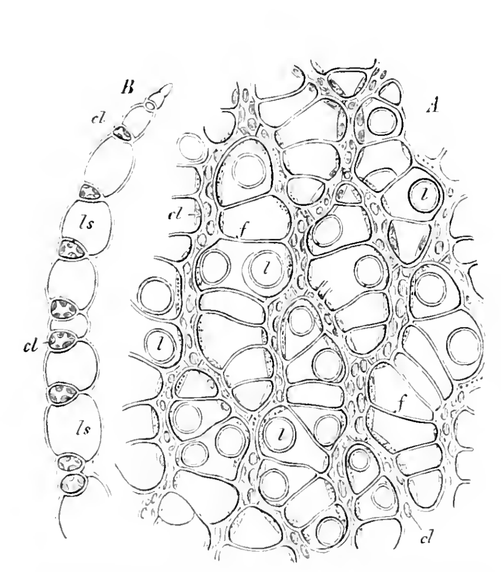



Fig. 261. Sphagnum acutifolium: *A* ein Theil der Blattfläche von oben gesehen, *cl* chlorophyllhaltige schlauchförmige Zellen; *f* die Schraubenbänder, *l* die Löcher der leeren, grossen Zellen. — *B* Querschnitt des Blattes; *cl* die chlorophyllhaltigen, *ls* die grossen, leeren Zellen.

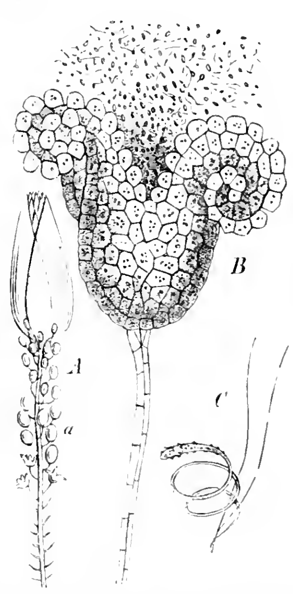



Fig. 262. Sphagnum acutifolium: *A* ein männlicher Zweig, theilweise entblättert, um die Antheridien *a* zu zeigen; *B* ein geöffnetes Antheridium sehr stark vergr.; *C* freies bewegliches Spermatozoid (nach Schimper).

Blättern; da sie niemals gipfelständig sind und nur im mittleren Theil des männlichen Zweiges neben jedem Blatte eins steht, so kann dieser am Gipfel später forwachsen und in einen gewöhnlichen Flagellenast übergehen. Schon durch diese Stellung der Antheridien, noch mehr durch deren rundliche Form und den langen Stiel, sind die Sphagnen manchen Jungermannieen ähnlich; die Art, wie sie sich öffnen (s. die Fig. 262) erinnert ebenfalls mehr an die Lebermoose, als an die Laubmoose. — Die Archegonien entstehen auf dem stumpfen Ende des weiblichen Zweiges, dessen obere Blätter eine knospenartige Hülle bilden; innerhalb dieser sind aber zur Befruchtungszeit noch die jungen Perichaetialblätter enthalten, die sich später weiter entwickeln. Die Archegonien gleichen vollständig denen der übrigen Laubmoose, meist werden ihrer mehrere in einem Perichaetium befruchtet, aber nur eines bringt sein Sporogonium zur Ausbildung. — Diese findet innerhalb des Perichaetiums statt; erst dann erhebt sich der Gipfel des Zweiges, um zu einem langen nackten Träger auszuwachsen und das in seiner Calyptra befindliche Sporogonium hoch über das Perichaetium emporzuheben; dieses sogen. Pseudopodium darf also durchaus nicht mit der Seta anderer Moose verwechselt werden. Fig. 263 *B* zeigt das innerhalb der Calyptra entwickelte Sporogonium im Längsschnitt, fast reif. Sein unterer Theil bildet einen dicken Fuss, der in das zur Vaginula umgebildete Ende des Pseudopodiums eingesenkt ist. Zur Anlage

der Sporenmutterzellen wird eine kugelklappenförmige Zellenschicht unter dem Scheitel der kugeligen Kapsel verwendet: der darunter befindliche Theil des inneren Gewebes bildet eine niedrige, ungefähr halbkugelige Säule, die man auch hier als Columella (Mittelsäulchen) bezeichnet, obgleich sie sich von der der ächten Laubmoose dadurch unterscheidet, dass sie nicht bis zum Scheitel der Kapsel emporreicht. — Die Sporenbildung aus den Mutterzellen gleicht der der ächten Laubmoose; es kommen aber ausser den gewöhnlichen (grossen) Sporen in besonderen kleineren Sporogonien noch kleinere Sporen vor, welche einer weitergehenden Theilung der Mutterzellen ihre Entstehung verdanken (vergl. Fig. 258 *B*). Die Sporenkapsel öffnet sich durch Ablösung eines Deckels, des oberen Segments der Kugel, welches zuweilen durch stärkere Convexität sich auszeichnet. Die Calyptra, welche das heranwachsende Sporogonium als feine Hülle dicht umgiebt, wird unregelmässig zerrissen.

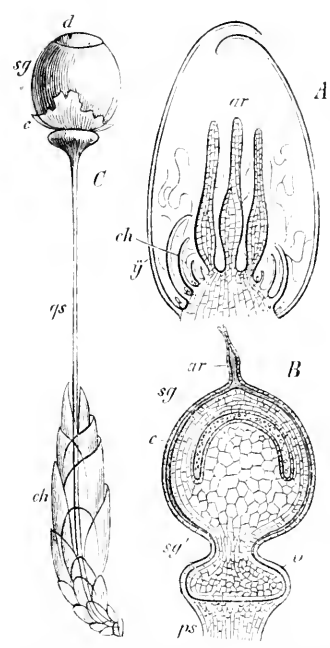



Fig. 263. Sphagnum acutifolium: *A* Längsschnitt der weiblichen Blüthe, *ar* Archegonien, *ch* Perichaetialblätter, noch jung, *y* die letzten Blätter des sog. Perigynium. *B* Längsschnitt des Sporogoniums *sg*, dessen breiter Fuss *sg'* in der Vaginula *v* steckt, während die Kapsel von der Calyptra *c* umgeben ist, auf dieser Archegoniumhals *ar*. *ps* das Pseudopodium. — *C* Sphagnum squarrosum, reifes Sporogonium *sg* mit dem Deckel *d*, der zerrissenen Calyptra *c*; *qs* das gestreckte Pseudopodium aus dem Perichaetium *ch* hervorwachsend (nach Schimper).

2) Die Andreaeaceen[1] sind rasenbildende, kleine, reich beblätterte und verzweigte Moose, deren sehr kurz gestielte Kapsel, ähnlich wie bei den Sphagnen, auf einem blattlosen Pseudopodium über das Perichaetium emporgehoben wird. Die längliche, oben zugespitzte Kapsel hebt die Calyptra wie bei den ächten Laubmoosen als spitzes Mützchen empor, während die kurze Seta in der Vaginula verborgen bleibt. — Der Körper des jungen Sporogoniums gliedert sich in ein mehrschichtiges Wandungsgewebe, welches die einfache Schicht der Sporenmutterzellen ohne zwischenliegenden Hohlraum umgiebt, und eine centrale Gewebemasse, die Columella; ähnlich wie bei den Sphagnen bildet die sporenerzeugende Zellschicht eine oben geschlossene Glocke, unter welcher die Columella endigt. Die reife Kapsel öffnet sich nicht durch einen Deckel, sondern durch vier Längsrisse an den Seiten; es entstehen so vier am Scheitel und an der Basis verbundene Klappen, welche sich bei feuchtem Wetter schliessen, bei trockenem wieder öffnen.

3) Die Phascaceen sind kleine Moose, deren niedrige Stengel bis zur Sporenreife dem Protonema aufsitzen; sie können als die niedrigste Stufe der folgenden Gruppe betrachtet werden, zu welcher die Gattung Phascum den Uebergang macht; sie unterscheiden sich aber sämmtlich dadurch, dass ihre Sporenkapsel sich noch nicht durch einen Deckel öffnet, sondern, durch Verwesung zerstört, die Sporen entlässt. Während die Gattung Phascum und Ephemerum[2] die innere Differenzirung der Sporenkapsel in einer den ächten Laubmoosen wesentlich entsprechenden Weise, wenn auch in einfacheren Abstufungen zeigt, weicht die Gattung Archidium schon bedeutender ab. Sie mag als interessante Uebergangsform etwas näher betrachtet werden[3]. Der sehr kurze Stiel des Sporogoniums schwillt ähnlich wie bei

1) Zur Entwickelungsgesch. der Andreaeaceen von J. Kühn. Leipzig. 1870.
2) J. Müller in Jahrb. f. wiss. Bot. 1867. Bd. VI, p. 237.
3) Hofmeister in Bericht d. K. Sächs. Ges. d. Wiss. 1854. 22. April.

den Sphagnen, und selbst an die Lebermoose erinnernd, an; die rundliche Kapsel sprengt die Calyptra seitwärts ab, ohne sie als Mütze emporzuheben. Mit den ächten Laubmoosen stimmt Archidium darin überein, dass in der Kapsel ein ihrer Seitenfläche parallel verlaufender Intercellularraum entsteht, der die Wandung von der inneren Gewebemasse abtrennt; letztere erscheint als eine am Fuss und Scheitel in die Kapselwand übergehende Säule. Während nun aber bei den ächten Laubmoosen eine jenem Intercellularraum gleichlaufende Zellschicht der letzteren die Sporenmutterzellen producirt, ist es hier eine einzige in der inneren Gewebemasse excentrisch liegende Zelle, welche zur Urmutterzelle aller Sporen wird (Fig. 264 A); sie schwillt beträchtlich an und verdrängt ihre Nachbarn, bis sie frei in der Kapselhöhle liegt; sie theilt sich in vier Zellen, deren jede ihrerseits 4 Sporen producirt. Die Membran der Urmutterzelle bleibt erhalten, während die 16 Sporen heranwachsen und den ganzen Raum der Kapsel, deren innere Zellschicht ebenfalls aufgelöst wird, erfüllen (Fig. 265).

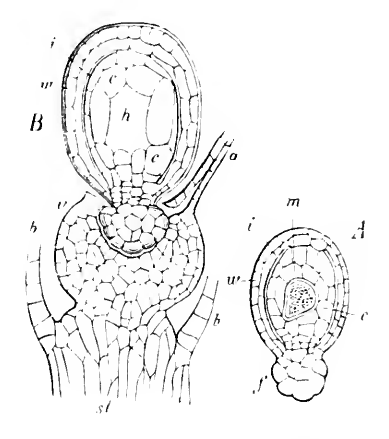



Fig. 264. Archidium phascoides: A Längsschnitt des jungen Sporogoniums, die Mutterzelle m der Sporen zeigend; B Längsschnitt durch das junge Sporogonium sammt der Calyptra und Vaginula; f Fuss des Sporogoniums, w Wand der Kapsel, i der Intercellularraum, c Columella, h Höhlung, aus welcher die Sporenmutterzelle in B herausgefallen; v Vaginula, st Stamm, b Blätter; a Archegoniumhals (nach Hofmeister) (200).

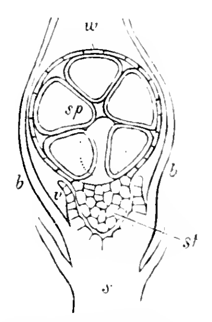



Fig. 265. Archidium phascoides. Längsschnitt durch ein fast reifes Sporogonium, dessen Wandung w, dessen Sporen sp; v die Vaginula, b Blätter des Stammes s (nach Hofmeister) (100).

4) **Bei den ächten Laubmoosen** (Bryinae) ist das Sporogonium immer (meist lang) gestielt; der Stiel (Seta) cylindrisch, unten stumpf zugespitzt, der Vaginula eingekeilt; die Sporenkapsel öffnet sich immer durch Abwerfen ihres oberen Theils als Deckel (Operculum); dabei löst sich dieser entweder einfach von dem unteren Theil der Urne glatt ab, oder eine Ringschicht von Epidermiszellen wird durch Quellung ihrer inneren Wände als sogen. Annulus abgeworfen und so der Deckel von der Urne getrennt. Ganz gewöhnlich erscheint der Rand der Urne nach dem Abwerfen des Deckels mit in 1 oder 2 Reihen geordneten Anhängseln von sehr regelmässiger und zierlicher Form besetzt; die einzelnen Anhängsel werden als Zähne und Cilien, ihre Gesammtheit als *Peristom* bezeichnet; fehlt das letztere, so heisst die Urne nacktmündig. — Die Kapsel des Sporogoniums ist anfangs eine solide, homogene Gewebemasse; die Differenzirung ihres Inneren beginnt mit der Bildung eines ringförmigen Intercellularraums, der die aus mehreren Zellschichten bestehende Kapselwand abtrennt; letztere bleibt aber unten und oben mit dem Gewebe der Basis und des Scheitels der Columella in Verbindung; der Intercellularraum wird von Zellreihen durchsetzt, welche von der Kapselwand zur inneren Gewebemasse hinübergespannt sind; sie gleichen meist protonematischen oder Algen-Fäden, sind aber durch blosse Differenzirung des Kapselgewebes entstanden. Sie enthalten gleich den inneren Zellschichten der Wandung Chlorophyllkörner;

die äussere Schicht der Kapselwand bildet sich zu einer sehr charakteristischen, aussen stark cuticularisirten Epidermis aus. — Die dritte oder vierte Zellschicht der inneren Gewebemasse, welche also durch 2 oder 3 Zellschichten (die den Sporensack bilden) von dem ringförmigen Luftraum getrennt ist, liefert die Mutterzellen der Sporen; sie zeichnen sich zunächst durch ihre dichte Erfüllung mit Protoplasma, in welchem ein grosser centraler Kern liegt, aus und sind interstitienfrei mit dem umgebenden Gewebe parenchymatisch verbunden. Aus ihrer Theilung gehen die Sporenmutterzellen hervor, die sich durch Verflüssigung der Häute isoliren und nun in dem mit Flüssigkeit erfüllten Raume des Sporensackes schwimmen, bis sie durch abermalige Theilung die Sporen selbst bilden. Als Sporensack bezeichnet

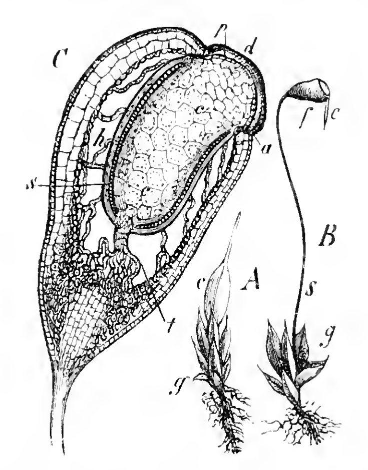



Fig. 266. Funaria hygrometrica; *A* ein belaubtes Stämmchen *g*, mit der Calyptra *c*; *B* eine Pflanze *g* mit dem fast reifen Sporogonium, dessen Seta *s*, Kapsel *f*, Calyptra *c*, *C* symmetrisch halbirender Längsschnitt der Kapsel; *d* Deckel, *a* Annulus, *p* Peristom, *c*, *c'* die Columella, *h* Luftraum, *s* die Urmutterzelle der Sporen; bei *A* ist das Gewebe der Columella gelockert in confervenartige Fäden verwandelt.

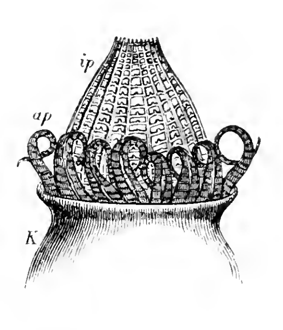



Fig. 267. Die Mündung der Urne von Fontinalis antipyretica 50mal vergr. nach Schimper; *ap* äusseres Peristom, *i* inneres Peristom.

man nämlich die Zellschichten, durch welche der grosse Luftraum von den Sporenmutterzellen getrennt wird; es erscheint zweckmässig, auch die den Sporenraum nach der axilen Seite hin (Fig. 268 *i*) begrenzenden Schichten mit zum Sporensack zu rechnen; seine Zellen enthalten beiderseits stärkebildende Chlorophyllkörner. Das innere chlorophyllarme, grosszellige Gewebe, welches also vom Sporensack rings umgeben ist, wird als Columella unterschieden. Bei dem Abwerfen des Deckels wird der Sporensack zerrissen, die Columella bleibt vertrocknend stehen und bei den Polytrichen bleibt ausserdem eine im Deckelraum horizontal ausgebreitete Zellschicht mit den Spitzen der Zähne verbunden, von diesen über die Oeffnung der Urne getragen, das Epiphragma.

Von den oben angedeuteten Structurverhältnissen müssen wir die Entstehung des Peristoms noch etwas näher ins Auge fassen. Bei den Gattungen, welche wie Gymnostomum kein Peristom bilden, ist das den Innenraum des Deckels erfüllende Parenchym gleichförmig und dünnwandig; es zieht sich bei der Reife der Kapsel vertrocknend im Grunde des Deckels, der wesentlich nur von der Epidermis gebildet wird, zusammen, oder es bleibt mit der Columella in Verbindung und stellt an deren Gipfel eine Verdickung dar, welche über die Oeffnung der Urne emporragt, oder es bildet eine Art Diaphragma, welches die Urnenmündung nach dem Abfallen des Deckels verschliesst (Hymenostomum). Den Uebergang zu den mit ächtem Peristom versehenen Gattungen macht Tetraphis; hier fällt die feste Epidermis des oberen conischen Theils der Kapsel als Deckel ab, während das ganze in ihm enthaltene Gewebe, dessen beide äussere Schichten dickwandig sind, kreuzweise in 4 Lappen

spaltet; diese werden auch hier von den Systematikern als Peristom bezeichnet, obgleich ihre Entstehung und ihr Bau von dem des ächten Peristoms bei den übrigen Gattungen weit abweicht. Mit Ausnahme der Polytrichaceen bestehen nämlich weder die Zähne, noch die Cilien aus Zellgewebe, sondern nur aus verdickten und verhärteten Stellen der Häute einer Zellschicht, welche durch einige zartwandige Zellschichten von der als Deckel abfallenden Epidermis getrennt ist; indem die letzteren sowohl als die zarten Stellen jener zerreissen und schwinden, bleiben nach dem Abfallen des Deckels die verdickten Wandstücke übrig.

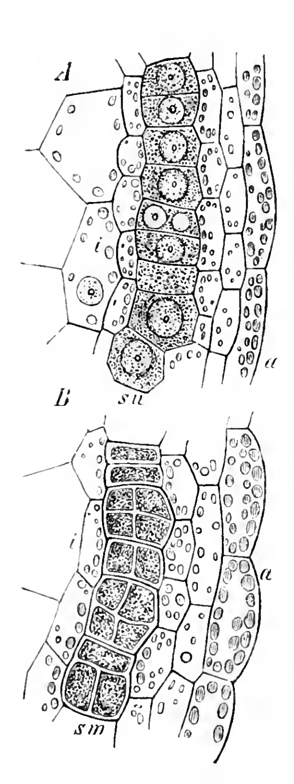



Fig. 268. Funaria hygrometrica: Querschnitte durch den Sporensack, bei *A* die Urmutterzellen *su*, bei *B* die noch nicht isolirten Sporenmutterzellen *sm* umfassend: *a* Aussenseite, *i* Innenseite des Sporensackes (500).

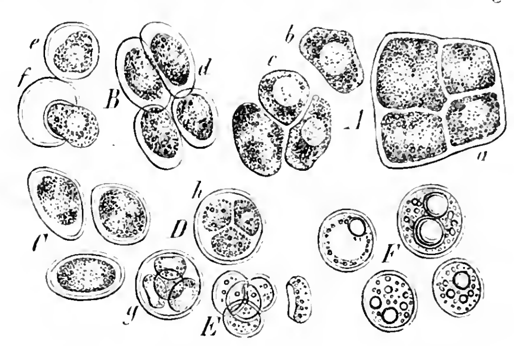



Fig. 269. Entwickelung der Sporen von Funaria hygrometrica, in sehr verdünntem Glycerin beobachtet; *A* Mutterzellen, bei *a* noch vereinigt, bei *b* und *c* beginnende Isolirung; *B* isolirte und mit Zellhaut umkleidete Mutterzellen, bei *f* den Protoplasmakörper entleerend; *C* Mutterzellen mit angedeuteter Vorbereitung zur Zelltheilung des Inhalts; *D* der Inhalt hat sich in vier Protoplasmaklumpen getheilt, diese noch umgeben von der Mutterzellhaut, sie selbst sind nackt; *E* die Sporen mit Zellhaut umhüllt; *F* reifende Sporen (550).

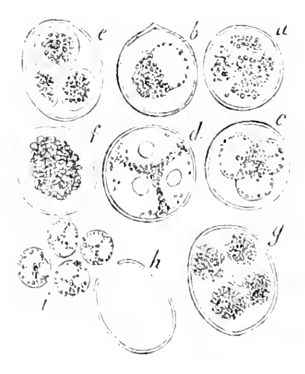



Fig. 270. Theilungszustände der Mutterzellen in Wasser (beobachtet, fortschreitende Entwickelung nach den Buchstaben *a*—*i*.

Ein Beispiel wird dieses klar machen; Fig. 271 stellt einen Theil des die Kapsel von Funaria hygrometrica symmetrisch halbirenden Längsschnittes dar, entsprechend der mit *a* bezeichneten Zelle bei Fig. 266 *C*; *e e* ist die auf der Aussenseite stark verdickte, rothbraun gefärbte Epidermis; an der Stelle, wo sie sich ausbuchtet, sind ihre Zellen eigenthümlich geformt, sie bilden den Ring (Annulus); *se* ist das zwischen der Epidermis der Urne und dem Luftraum *h* liegende Gewebe; das grosszellige Gewebe *p* ist die Fortsetzung der Columella innerhalb des Deckelraums, bei *S* sieht man die obersten Sporenmutterzellen; gerade oberhalb des Luftraumes *h* erhebt sich nun die Zellenschicht, welche das Peristom bildet; ihre nach aussen gekehrten Wandungen *a* sind stark verdickt und schön roth gefärbt, die Verdickung setzt sich noch theilweise auf die Querwände fort; die auf der axilen Seite gelegenen

Längswände derselben Zellschicht ($i$) sind ebenfalls gefärbt, aber weniger verdickt. Fig. 272 zeigt ferner einen Theil des Querschnitts durch den Basaltheil des Deckels: $r\ r$ sind die unmittelbar über dem Ring gelegenen Epidermiszellen, den unteren Rand des Deckels bildend; $a$ und $i$ die verdickten Stellen der mit dem Deckel concentrischen Zellschicht, die

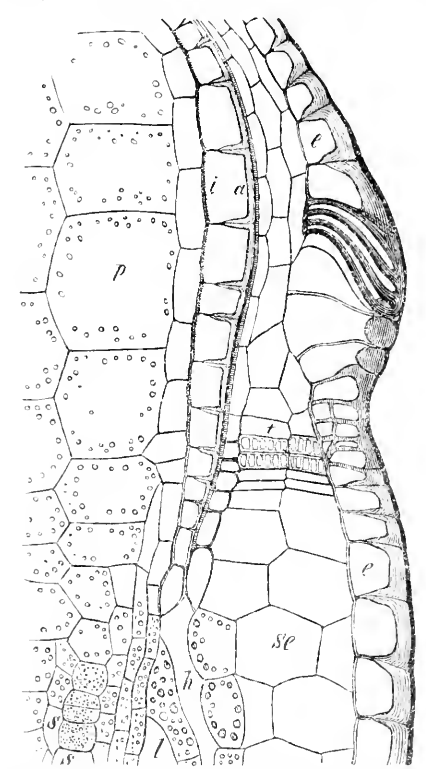



Fig. 271. Funaria hygrometrica. Theil des Längsschnitts der unreifen Kapsel.

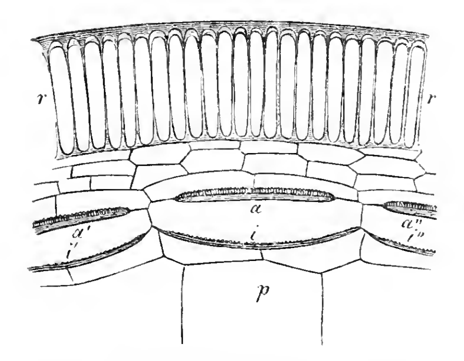



Fig. 272. Theil des Querschnitts durch den Deckel von Funaria hygrometrica (vergl. den Text).

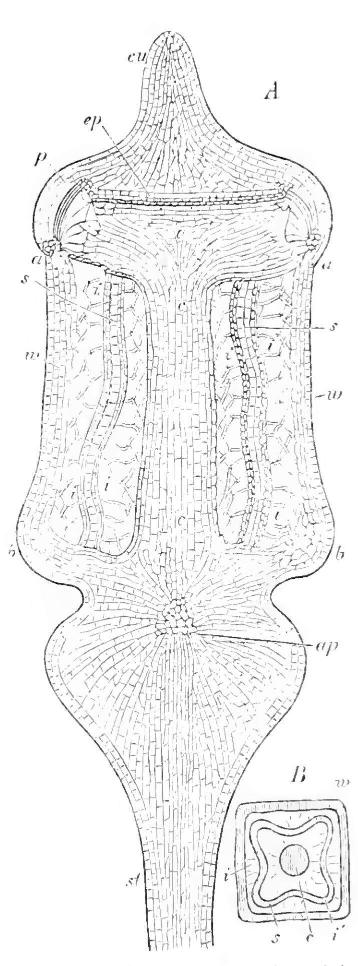



Fig. 273. $A$ Längsschnitt der Kapsel von Polytrichum piliferum nach Lantzius-Beninga, 15mal vergr.; $B$ der Querschnitt etwa 5mal vergr.; $w$ Wandung der Kapsel, $cu$ Deckel; $c\ c$ Columella, $p$ Peristom, $ep$ Epiphragma, $a\ a$ der Annulus; $i\ i$ die Lufträume durchzogen von algenähnlichen Zellfäden, $s$ Sporensack, die Urmutterzellen enthaltend; $st$ die Seta, deren oberer Theil $ap$ die Apophyse bildet.

das Peristom bilden. Ein Schnitt nahe dem Scheitel des Deckels würde statt der breiten Verdickungsmassen $i$, $i'$, $i''$ nur den mittleren Theil der Innenwand, aber stärker verdickt zeigen. Stellt man sich nun vor, dass bei der Reife der Kapsel der Ring und Deckel abfallen,

die Zellen *p* und die zwischen *a* und *e* (Fig. 271) liegenden Zellen schwinden, dass ebenso die dünnen Zellenhautstücke, zwischen *a*, *a'*, *a''* und zwischen *i*, *i'*, *i''* in Fig. 272 zerstört werden, so bleiben die rothen dicken Wandstücke allein übrig; sie bilden 16 Paar zahnartiger, oben zugespitzter Lappen, die in 2 concentrischen Kreisen den Rand der Urne krönen; die äusseren werden als Zähne, die inneren als Cilien bezeichnet. Die verdickten Zellen bei *i* in Fig. 271 verbinden die Basis der Zähne mit dem Rande der Urne. Je nachdem nun die das Peristom bildende Zellschicht im Querschnitt aus mehr oder weniger Zellen besteht, je nachdem innerhalb einer dieser Zellen eine oder zwei verdickte Zellen sich bilden, wird die Zahl der Zähne und Cilien wechseln; sie beträgt aber immer ein Multiplum von 4, gewöhnlich 16, 32. In vielen Fällen bleibt die Verdickung bei *i* weg, alsdann ist das Peristom einfach und nur von den Zähnen der äusseren Reihe gebildet. Häufig sind die Verdickungen bei *a* viel mächtiger als bei Funaria, die Zähne also dicker. Die verdickten Wandstellen können auch seitlich unter einander ganz oder stellenweise verschmelzen, dann bilden die Theile des Peristoms entweder unten oder oben eine Haut, die Zähne scheinen oben gespalten, das Endostom, statt aus Cilien, aus einem Gitter von Längs- oder Querleisten zusammengesetzt (Fig. 267) u. s. w. Es tritt hier eine Mannigfaltigkeit auf, deren Verfolgung selbst dem Anfänger leicht wird, wenn er sich das Princip klar gemacht hat. — Die innere und äussere Seite der Peristomzähne ist verschieden hygroscopisch; durch wechselnde Luftfeuchtigkeit krümmen sie sich daher bald einwärts, bald auswärts, zuweilen schraubig um einander (Barbula).

Die Polytrichen, zu denen die grössten und vollkommensten Moose gehören, weichen im Bau ihrer Kapsel mehrfach von den übrigen ab. Die Zähne des Peristoms werden hier nicht blos von einzelnen Membranstücken, sondern von Bündeln verdickter Faserzellen gebildet; diese Bündel sind hufeisenförmig, die aufwärts gerichteten Schenkel je zweier Bündel bilden zusammen einen der 32—64 Zähne. Eine die Spitzen der Zähne verbindende Zellenschicht *ep* (Fig. 273), bleibt nach dem Abfallen des Deckels und der Vertrocknung der benachbarten Zellen als Epiphragma über der Urne ausgespannt. Der Sporensack ist bei manchen Arten, wie Polytr. piliferum, durch einen Luftraum von der Columella getrennt, der gleich dem äusseren Luftraum von confervenartigen Zellreihen durchsetzt wird. Bei den meisten Polytrichen ist die Seta unter der Kapsel angeschwollen, eine Erscheinung, die in etwas anderer Weise bei der Gattung Splachnum sich wiederholt, wo sich dieser Theil zuweilen als flache Scheibe quer ausbreitet.

---

## Dritte Gruppe.

# Die Gefässkryptogamen.

Unter diesem Namen fassen wir die Schachtelhalme, Ophioglosseen, Farne, Rhizocarpeen, Lycopodiaceen, Selaginellen und Isoëten in eine Gruppe zusammen. Wie bei den Muscineen gliedert sich auch hier der Entwickelungsprocess in zwei morphologisch und physiologisch scharf geschiedene Generationen: aus der Spore nämlich entsteht zunächst eine geschlechtliche Generation; aus dem befruchteten Archegonium derselben geht dann zweitens eine neue Pflanze hervor, die keine Geschlechtsorgane, wohl aber zahlreiche Sporogonien bildet; bei den Farnen und Equiseten sind die Sporen unter sich gleichartig, die Rhizocarpeen, Selaginellen und Isoëten erzeugen dagegen zweierlei Sporen, grosse und kleine, Makro- und Mikrosporen.

Die den Sporen entsprossene Geschlechtsgeneration bleibt bei den Gefässkryptogamen immer ein Thallus, sie erhebt sich niemals, wie bei den höher entwickelten Moosen, zu einer Gliederung in Stamm und Blatt, sie bleibt klein und zart und schliesst ihr Leben mit beginnender Ausbildung der zweiten Generation ab; sie erscheint daher äusserlich als ein blosser Vorläufer der weiteren Entwickelung, als ein Uebergangsgebilde zwischen der keimenden Spore und der mannigfach gegliederten zweiten Generation; daher der Name Prothallium für die erste Geschlechtsorgane erzeugende Generation der Gefässkryptogamen.

Bei den Farnen, Equiseten und anderen ist das Prothallium dem Thallus der niedrigsten Lebermoose ähnlich. Diese Prothallien wachsen zuweilen lange Zeit fort, sie enthalten viel Chlorophyll und bilden zahlreiche Wurzelhaare; nachdem sie so durch selbständige Ernährung hinreichend erstarkt sind, erzeugen sie die Archegonien und Antheridien, meist in grösserer Anzahl; dabei macht sich, obgleich aus gleichartigen Sporen hervorgegangen, bei diesen Prothallien bereits ein Streben zum Dioecismus geltend, wenn auch nicht selten beiderlei Geschlechtsorgane auf einem derselben entstehen. Bei den Rhizocarpeen, Selaginellen und Isoëten dagegen ist die Scheidung der Geschlechter schon durch die zweierlei Sporen vorgebildet: die Makrosporen sind nämlich weiblich, insofern sie ein sehr kleines Prothallium entwickeln, welches ausschliesslich Archegonien, zuweilen nur ein einziges, producirt; das weibliche Prothallium der Rhizocarpeen tritt als kleines, im Innern angelegtes, später hervortretendes Anhängsel der grossen Spore auf und wird von dieser ernährt; bei den Selaginellen und Isoëten entwickelt sich dagegen das Prothallium in der Spore selbst, diese mit einem Gewebekörper erfüllend, nur die Archegonien treten durch Spalten der Sporenhaut zu Tage hervor.

Die Archegonien der Gefässkryptogamen sind gleich denen der Muscineen Gewebekörper, bestehend aus einem Bauchtheil, der die Eizelle umschliesst, und einem aus vier Längsreihen zusammengesetzten (meist kurzen) Hals; eine Verschiedenheit der beiden Gruppen liegt darin, dass das Gewebe der Bauchwand hier von dem Prothalliumgewebe selbst gebildet wird, der Archegoniumbauch also im Gewebe der ersten Generation eingeschlossen ist, während nur der Hals über dasselbe hervorragt. Seinen Ursprung nimmt das Archegonium aus einer Oberflächenzelle des Prothalliums, welche durch eine tangentiale Wand in eine innere und eine äussere Zelle zerfällt; letztere erzeugt durch gekreuzte Längstheilungen und darauffolgende Quertheilungen die vier Zellreihen des mehr oder minder kurzen Halses; die Innenzelle schiebt einen Fortsatz zwischen die Halsreihen, der sich zunächst als Halscanalzelle abtrennt, worauf von der unteren grösseren Zelle (Janczewski's Centralzelle) abermals eine kleine Portion als Bauchcanalzelle abgetrennt wird; es entsteht also aus der ursprünglichen Innenzelle eine dreizellige axile Reihe, deren unterste Zelle die Eizelle bildet; die beiden Halszellen verschleimen, wie bei den Muscineen. Der so im Hals erzeugte Schleim quillt endlich beträchtlich auf, sprengt die vier Scheitelzellen des Halses und wird ausgestossen; so entsteht ein offner Canal der von aussen zum Ei hinführt, der ausgetretene Schleim scheint eine wichtige Rolle bei der Hinleitung der schwärmenden Spermatozoiden zur Halsöffnung zu spielen. Die Befruchtung wird überall durch Wasser vermittelt, dessen Zutritt die Antheridien und Archegonien sich zu öffnen veranlasst und als Vehikel für die Spermatozoiden dient. Das Vordringen dieser letzteren bis zur Eizelle, selbst ihr Eintritt in diese und ihre Verschmelzung mit

dem Protoplasma derselben wurde bei verschiedenen Classen direct beobachtet. **Die Spermatozoiden** sind schraubig gewundene Fäden mit meist zahlreichen feinen Wimpern an den vorderen Windungen: sie entstehen in den bis jetzt bekannten Fällen aus einem peripherischen Theil des Protoplasma ihrer kleinen Mutterzellen, wobei ein centrales Protoplasmabläschen (Stärkekörper enthaltend) übrig bleibt, welches einer hinteren Windung des Spermatozoids adhärirend von diesem oft mit fortgeschleppt, vor dem Eintritt ins Archegonium aber abgestreift wird. Die Mutterzellen der Spermatozoiden entstehen bei den Farnen und Equiseten in Antheridien, welche als rundliche Gewebekörper frei aus dem Prothallium hervorragen, bei den Ophioglosseen und Lycopodium in dieses eingesenkt sind; unter den Rhizocarpeen bildet Salvinia ein aus der Mikrospore hervortretendes, sehr einfaches Antheridium, während die Marsiliaceen und Selaginelliden ihre Spermatozoen innerhalb der Mikrospore selbst erzeugen, bei letzteren jedoch erst, nachdem sich in dieser ein wenigzelliger Gewebekörper gebildet hat, der als rudimentäres Prothallium zu deuten ist (Millardet).

**Die zweite, ungeschlechtliche, Sporen erzeugende Generation** entsteht aus der befruchteten Eizelle im Archegonium: bei den Farnen, Equiseten und Rhizocarpeen lassen schon die ersten Theilungen derselben die Anlage der ersten Wurzel, des ersten Blattes und des Stammscheitels erkennen, während zugleich ein seitlicher Gewebeauswuchs des Embryos, der sogen. Fuss, sich am Grund des Archegoniumbauches anlegt und dem Prothallium die erste Nahrung für den Keim entzieht. — Der Bauch des Archegoniums wächst (wie es scheint mit Ausnahme der Selaginelliden) anfangs lebhaft fort, den Embryo einhüllend, bis dieser endlich frei hervortritt, um aber noch einige Zeit den „Fuss" als Saugorgan darin zu lassen. Dieses Verhalten bietet eine unzweifelhafte Analogie mit der Bildung der Calyptra der Muscineen. Während jedoch die sporenerzeugende Generation der Muscineen ein blosses Anhängsel der Geschlechtspflanze bleibt, gewissermaassen als Frucht derselben erscheint, entwickelt sich dagegen die entsprechende Generation der Gefässkryptogamen zu einer stattlichen, hoch organisirten, selbständigen Pflanze, die schon in früher Jugend von dem Prothallium sich frei macht und sich selbst ernährt. Diese zweite Generation ist es, was man gewöhnlich schlechthin ein Farnkraut, einen Schachtelhalm u. s. w. nennt, sie besteht jederzeit aus einem blättertragenden, meist zahlreiche ächte Wurzeln erzeugenden Stamm; doch können die Wurzeln gelegentlich ganz fehlen, wie bei manchen Hymenophylleen, Psilotum und Salvinia. In vielen Fällen, zumal bei Farnen, Equiseten und (den vorweltlichen) Lycopodiaceen ereicht die sporentragende Generation grossartige Dimensionen bei unbegrenzter Lebensdauer, nur wenige Arten sind (wie Salvinia) einjährig oder sehr klein, von Moosähnlichem Habitus, wie Azolla und manche Selaginellen.

Die Blätter sind entweder einfach, ungegliedert oder mannigfaltig verzweigt (Filicineen); bei derselben Pflanze pflegt jedoch noch keine so grosse Mannigfaltigkeit der Blattformen durch Metamorphose aufzutreten, wie bei den Phanerogamen.

Die Wurzeln entstehen gewöhnlich in acropetaler Folge am Stamm (oder an Blattstielen, manche Farne) und verzweigen sich monopodial oder dichotomisch: sie bleiben unter einander gleichwerthig, niemals gewinnt die erste Wurzel die Bedeutung einer Pfahlwurzel wie bei vielen Phanerogamen; von diesen unter-

scheiden sie sich ausserdem dadurch, dass die Seitenwurzeln nicht aus dem Pericambium, sondern aus der innersten Rindenschicht der Mutterwurzel entspringen.

Die Differenzirung der Gewebesysteme tritt bei dieser Pflanzengruppe zum ersten Male in grosser Vollkommenheit hervor; Epidermis, Grundgewebe und Fibrovasalstränge sind immer deutlich geschieden und in mannigfaltigen Zellformen entwickelt. Die Fibrovasalstränge sind geschlossen, ihr Phloëm umgiebt meist wie eine Scheide den Xylemkörper des einzelnen Stranges.

Die Verzweigung des Stammes der Gefässkryptogamen ist bei den verschiedenen Klassen sehr verschieden, monopodial oder entschieden dichotomisch oder doch mit Hinneigung zur Dichotomie; axilläre Verzweigung in dem Sinne wie bei den Phanerogamen kommt wahrscheinlich nicht vor.

Die Erzeugung der Sporangien ist in den meisten Fällen deutlich eine Function gewöhnlicher oder eigenthümlich veränderter Blätter; nur wenn sie einzeln auf der Blattoberseite entspringen, wie bei Selaginella, können sie in die Blattaxel oder von dieser auf den Stamm hinüberrücken. An ihrer ersten Entstehung betheiligen sich gewöhnlich mehrzellige Gewebegruppen, welche auch innere Zellschichten umfassen und von der Epidermis überzogen sind, bei den Polypodiaceen und einigen anderen können sie als Trichome, d. h. als Auswüchse einzelner Epidermiszellen gelten. Wo sie aus mehrzelligen Gewebegruppen entstehen, da sind gleich anfangs zahlreiche Urmutterzellen der Sporen vorhanden; wo dagegen das Sporangium aus einer Oberflächenzelle entspringt, bildet sich in ihm eine grosse Centralzelle, aus deren Vermehrung meist 16 Sporenmutterzellen hervorgehen. Im fertigen Zustande sind die Sporangien rundliche Kapseln von sehr einfachem Bau und geringer Grösse.

Es leuchtet nach allem bisher Gesagten ein, dass die Sporangien der Gefässkryptogamen zwar physiologisch, nicht aber morphologisch mit dem Sporogonium der Moose äquivalent sind; das letztere stellt für sich allein die ganze zweite Generation der Moose dar, während das Sporangium der Gefässkryptogamen ein verhältnissmässig kleiner Auswuchs eines Blattgebildes der aus Stamm, Blatt und Wurzel bestehenden zweiten Generation ist. Die Entstehung der Sporen selbst aus den Mutterzellen hat mehr Aehnlichkeit mit den entsprechenden Vorgängen der Muscineen. Die Mutterzellen isoliren sich auch hier aus dem ursprünglichen Gewebeverband und theilen sich in vier Sporen, wobei der Viertheilung gewöhnlich die Andeutung einer Zweitheilung vorausgeht. Der Unterschied von Makro- und Mikrosporen bei den Rhizocarpeen, Selaginellen und Isoëten entwickelt sich erst nach der Viertheilung der Mutterzellen, die vorher für beiderlei Sporen gleichartig waren.

Der Nachweis dafür, dass die sogen. Moosfrucht, das Sporogonium der Moose, nach seiner Stellung im Generationswechsel das Aequivalent der ganzen belaubten und bewurzelten sporentragenden Pflanze der Gefässkryptogamen ist, wurde schon von Hofmeister 1854 (Vergleichende Untersuchungen p. 139) erbracht. Es ist dies in Verbindung mit den von ihm aufgedeckten Beziehungen der Selaginellen und Isoëten zu den Coniferen eine der folgenreichsten Entdeckungen, die jemals auf dem Gebiete der Morphologie und Systematik gemacht wurden. Die mit grossem Scharfsinn und tiefer Einsicht geführten Untersuchungen Pringsheim's und Hanstein's über die Entwickelung der Rhizocarpeen, Nägeli's und Leitgeb's über die Wurzel der Gefässkryptogamen, Cramer's über das Scheitelwachsthum des Stammes der Equiseten und Lycopodien, denen sich zahlreiche andere Untersuchungen anschliessen, haben nicht nur zu einer tieferen Kenntniss dieser Pflanzengruppe beigetragen, sondern die

morphologischen Fundamentalbegriffe überhaupt geklärt; seit dem Erscheinen der ersten Auflage des vorliegenden Buches wurden durch Millardet's Entdeckung des männlichen Prothalliums bei den Isoeten und Selaginellen unsere Kenntnisse des Generationswechsels bereichert, durch die Arbeiten von Millardet, Strasburger, Kny und besonders von Janczewski die Entwickelung der Geschlechtsorgane und der Vorgang der Befruchtung selbst im Einzelnen tiefer erforscht.

Systematik. Unsere Vorstellungen von der gegenseitigen Verwandtschaft der verschiedenen Abtheilungen der Gefasskryptogamen sind gegenwärtig sehr schwankend und in lebhafter Umbildung begriffen. Die in der ersten Auflage von mir vorgeschlagene und bis in die dritte Auflage beibehaltene Eintheilung in Isosporeen und Heterosporeen schien so lange gerechtfertigt, als man annehmen konnte, dass bei den Lycopodieen sich möglicherweise zweierlei Prothallien ähnlich wie bei den Selaginellen und Isoeten entwickeln; diese Annahme ist durch Fankhausers Entdeckung des monoecischen Prothalliums von Lycopodium beseitigt; ganz ungerechtfertigt wäre es aber, deshalb die isosporen Lycopodien von den heterosporen Selaginellen und Isoeten trennen zu wollen. Ausserdem haben neuere Untersuchungen gezeigt, dass die Rhizocarpeen mit den echten Farnen viel näher verwandt sind als mit den heterosporen Selaginellen und Isoëten. In Folge dessen ist die Eintheilung aller Gefasskryptogamen in Isosporeen und Heterosporeen als eine rein künstliche aufzugeben; vielmehr sind wir jetzt zu der Annahme berechtigt, dass die Differenzirung der anfangs gleichförmigen Sporen in männliche Mikro- und weibliche Makrosporen zweimal in verschiedenen Verwandtschaftskreisen aufgetreten ist; einmal in einer Entwickelungsreihe, die von den ächten Farnen, ein andermal in einer solchen, die von den Lycopodieen ausging; dies wird noch durch die Thatsache unterstützt, dass die Differenzirung in zweierlei Sporen bei den Rhizocarpeen in einer auffallend anderen Weise stattfindet, als bei den Selaginellen und Isoëten. — Nachdem ich ferner in der ersten Auflage 1868 darauf hingewiesen hatte, dass die Sporangien der Ophioglosseen ganz endogenen Ursprungs sind, dass ferner die Lycopodien ebenfalls aus vielzelligen, auch innere Schichten umfassenden Gewebeportionen entspringen und so von denen der Polypodiaceen bedeutend abweichen, haben jüngere Botaniker (zumal Lürssen und Russow) diese meine Beobachtungen erweitert und grossen systematischen Werth auf die Unterscheidung von Trichosporangieen und Phyllo- (Caulo-) sporangieen gelegt. Allein schon Russow's Untersuchungen zeigen, dass innerhalb der Farngruppe nicht alle Familien ihre Sporangien aus Oberhautzellen bilden; dass ferner zwischen den endogenen Sporangien der Ophioglosseen und den ganz exogenen der Polypodiaceen durch die Sporangienbildung der Marattiaceen, der Schizaeaceen u. a. eine Reihe von Uebergängen hergestellt wird, zeigt die Vergleichung der Angaben von Russow und Lürssen. Demnach darf die erste Anlage der Sporangien nicht zur Absonderung grosser Gruppen von einander benutzt werden.

Wenn ich daher meine frühere Eintheilung dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse entsprechend aufgebe, so muss ich auch aus den angedeuteten und anderen Erwägungen, grade in Uebereinstimmung mit dem gegenwärtigen Stand des Wissens, die von Lürssen[1]) und Russow[2]) vorgeschlagenen Eintheilungen ablehnen, da dieselben, auf einzelne, zu stark betonte Merkmale gestützt, natürliche Verwandtschaften zerreissen und ganz fremdartige Dinge zusammenstellen.

Die hier folgende neue Eintheilung erhebt selbstverständlich nicht den Anspruch, die wahren Verwandtschaftsverhältnisse der Gefässkryptogamen für alle Zeit definitiv festzustellen, sie entspricht aber, wie ich glaube, besser als eine der bisherigen Uebersichten dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse einerseits und andrerseits denjenigen Verwandtschaftsbeziehungen, welche bei unbefangenem Urtheil so zu sagen von selbst einleuchten.

1) Lürssen in den Mitth. aus dem Gesammtgebiet der Botanik von Schenk und Lürssen Bd. I, p. 407.

2) Russow: vergleichende Unters. Petersburg 1872.

Dass die hier aufgestellten Klassen der Equiseten, Filicineen und Dichotomeen drei Typen repraesentiren, welche aus einander zu halten sind, scheint sicher; dagegen begegnet man grossen Schwierigkeiten bei der systematischen Gliederung der Filicineen, da einige Abtheilungen derselben, zumal Osmundaceen, Schizaeaceen und Gleicheniaceen noch nicht morphologisch durchforscht sind.

## *Uebersicht der Gefässkryptogamen.*

### Klasse VII.

#### *Die Equisetaceen.*

Aus den unter sich gleichartigen Sporen entstehen selbständig vegetirende, meist dioecische (grössere weibliche und kleinere männliche) Prothallien. — Die zweite Generation ist ein reichlich verzweigter, in scharf abgegliederte Internodien getheilter Stamm mit verhältnissmässig kleinen, scheidenförmigen Blattquirlen; in den Stammknoten entspringen die Zweige im Innern des Gewebes ebenfalls in Quirlen und in streng acropetaler Folge, unter jedem Zweig kann eine Wurzel entstehen, die sich monopodial verzweigt. Die Sporangien entstehen an metamorphosirten, schildförmigen, einen gipfelständigen Fruchtstand (Aehre) bildenden Blättern zu je 5—10 als mehrzellige Protuberanzen (Emergenzen); die Sporenmutterzellen entspringen, wie es scheint, nicht aus einer Centralzelle des Sporangiums. — Stamm und Wurzel verlängern sich mittels einer grossen Scheitelzelle, welche drei Segmentreihen erzeugt. Die Fibrovasalstränge des Stammes sind im Kreis geordnet, mit geringem Xylem, denen der Monocotylen ähnlich; der axile Wurzelstrang ohne Pericambium.

### Klasse VIII.

#### *Die Filicineen.*

Die Mehrzahl besitzt einerlei Sporen, welche selbständig vegetirende monoecische Prothallien erzeugen; nur die Rhizocarpeen haben weibliche Makrosporen und männliche Mikrosporen, welche rudimentäre, niemals von der Spore befreite Prothallien bilden. — Die zweite Generation ist ein mit kräftigen meist verzweigten Blättern reich belaubter Stamm, der sich entweder gar nicht oder nur spärlich (exogen) verzweigt und meist zahlreiche Wurzeln bildet. Die Sporangien entstehen an gewöhnlichen oder an metamorphosirten Blättern zahlreich, gewöhnlich in kleine Gruppen (Sori) vereinigt; von den ganz endogenen, aus vielzelligen Gewebegruppen entspringenden und einer Centralzelle entbehrenden Sporangien der Ophioglosseen bis zu denen der Polypodiaceen, welche als metamorphosirte Trichome zu betrachten sind und ihre Sporenmutterzellen aus einer Centralzelle erzeugen, finden sich alle Zwischenformen bei den verschiedenen Familien. — Eine Scheitelzelle an Stamm und Wurzel ist nicht immer vorhanden, wo sie vorkommt, am Stamm zwei- oder dreireihig, an der Wurzel immer dreireihig segmentirt. Die Fibrovasalstränge meist sehr kräftig entwickelt, das vorwiegend aus leiterförmig verdickten Tracheiden bestehende centrale Xylem meist rings von weichem Phloëm umgeben.

Ordnung I. Stipulatae. Aus den unter sich gleichartigen Sporen entstehen (soweit bekannt) selbständig lebende monoecische Prothallien. — Die zweite Generation ist ein einfacherer, gewöhnlich unverzweigter, meist knollenförmiger, aufrechter oder schiefer Stamm, mit spiralig dicht über einander gestellten Blättern, welche im Verhältniss zum Stamm sehr gross, meist kräftig verzweigt sind und am Grunde der Stiele Stipulae tragen. Die Sporangien entstehen auf der Unterseite gewöhnlicher Laubblätter oder in ähren- bis rispenförmigen Fruchtständen, welche metamorphosirte Spreitentheile der Blätter sind; sie bilden sich aus ganz endogenen oder aus über die Oberfläche protuberirenden Zellgruppen; die Sporenmutterzellen entstehen in meist grosser unbestimmter Anzahl, gewöhnlich nicht aus einer Centralzelle. — Scheitelzelle an Stamm und Wurzel vorhanden oder nicht.

Familien 1) Ophioglosseen
2) Marattiaceen
(? Osmundaceen
?) Schizaeaceen.

Ordnung II. Filices. Die unter sich gleichartigen Sporen erzeugen selbständig vegetirende monoecische Prothallien. — Die zweite Generation ist ein entweder aufrechter und unverzweigter, oder nicht aufrechter und dann meist mehr oder weniger bilateraler Stamm, der sich sparlich verzweigt. Die nicht mit stipulis versehenen, in der Jugend nach vorn eingerollten Blätter erzeugen an ihrer nicht oder nur wenig metamorphosirten Lamina sehr zahlreiche, meist in Sori gestellte und mit Indusien versehene Sporangien, welche aus einzelnen Oberhautzellen entstehen und eine Centralzelle bilden, aus welcher meist 16 Sporenmutterzellen hervorgehen; die Sporangien öffnen sich mit Hilfe eines sogen. Ringes. — Stamm und Wurzeln mit Scheitelzelle; das Grundgewebe neigt zur Bildung braunwandigen Sclerenchyms, welches zumal zur Verstärkung der Strangscheiden dient.

Familie 1) Gleicheniaceen (? Osmundaceen, Schizaeaceen ?)
2) Hymenophyllaceen
3) Cyatheaceen
4) Polypodiaceen.

Ordnung III. Rhizocarpeen. In zweierlei Sporangien werden weibliche Makro- und männliche Mikrosporen erzeugt; jene bilden kleine von der Spore sich nicht trennende Prothallien, die Mikrosporen erzeugen unmittelbar oder an sehr rudimentärem Prothallium die Mutterzellen der Spermatozoiden. — Die zweite Generation ist ein bilateraler, horizontaler, auf der Rückenseite zwei- oder mehrreihig beblätterter, regelmässig verzweigter Stamm, der auf der Bauchseite Wurzeln erzeugt (Salvinia wurzellos). Die Sporangien entstehen in ein- oder mehrfächerigen Früchten, welche metamorphosirte Blätter oder Blattzipfel sind, aus einzelnen Oberflächenzellen der Placenten, welche in jedem Fach einen Sorus tragen; die 16 Sporenmutterzellen eines Sporangiums entspringen aus einer Centralzelle. Die Mikrosporen entstehen zahlreich ($4 \times 16$) in einem Sporangium; das Makrosporangium aber bringt nur eine grosse Spore zur Reife. — Der Stamm wächst mit zwei- oder dreiseitiger, die Wurzel mit dreiseitiger Scheitelzelle fort.

Familien 1) Salviniaceen
2) Marsiliaceen

## Klasse IX.

### *Die Dichotomeen.*

Die Prothallien entstehen entweder aus einerlei Sporen und sind selbständig und monoecisch, oder sie entstehen aus zweierlei (Makro- und Mikro-) Sporen und bleiben dann in diesen eingeschlossen bis zur Befruchtung. — Die zweite Generation ist ein einfacher oder wiederholt verzweigter und bewurzelter Stamm, der immer ganz einfache, ungegliederte, verhältnissmässig kleine, aber sehr zahlreiche, nur von einem einfachen Gefässbündel durchzogene Blätter trägt. Alle Verzweigungen des Stammes und der Wurzeln sind dichotomisch oder doch aus der Dichotomie abgeleitet. Die Sporangien entstehen einzeln auf der Oberseite der Blattbasis oder axillär oder selbst über der Axel am Stamm. Zu ihrer Anlage werden Zellengruppen verwendet, welche auch innere Zellschichten umfassen, über welche aber die die Sporangienwand erzeugende Epidermis hinläuft; die Mutterzellen entstehen nicht aus einer Centralzelle.

Ordnung I. Lycopodiaceen. Aus den unter sich gleichartigen Sporen entstehen selbständig lebende, monoecische Prothallien. — Stamm und Wurzeln in sich kreuzenden Ebenen dichotomirt; beide ohne Scheitelzelle; Blätter ohne Ligula. Fibrovasalstrang des Stammes mit mehreren Xylembündeln, welche durch Phloëm getrennt und von solchem umgeben sind.

Familien 1) Lycopodieen
2) Psiloteen
3) Phylloglosseen.

Ordnung II. Ligulatae. Zweierlei Sporen: die Makrosporen erzeugen in ihrem Innern ein ziemlich kräftiges weibliches Prothallium, welches nur durch Risse der Sporenhaut soweit entblösst wird, dass die Archegonien zu Tage treten; die Mikrosporen bilden ebenfalls ein sie ganz ausfüllendes, rudimentäres Prothallium, in welchem aus bestimmten Zellen die Mutterzellen der Spermatozoiden entstehen. — Die zweite Generation von sehr verschiedenem Habitus in den beiden Familien; die Blätter immer mit einer über dem Grunde stehenden ligula, abwärts von dieser entsteht das Sporangium, welches entweder zahlreiche Mikrosporen oder vier oder zahlreiche Makrosporen zur Reife bringt.

Familien 1) Selaginellen
2) Isoeten.

Klasse VII.

## Die Equisetaceen (Schachtelhalme)[1].

1) Geschlechtliche Generation, Prothallium. Die soeben gereiften Sporen der Equiseten (die ihre Keimfähigkeit nur wenige Tage behalten) zeigen, auf Wasser oder feuchten Boden gesäet, die ersten Vorbereitungen zur Keimung schon nach wenigen Stunden; im Verlauf einiger Tage entwickelt sich das Prothallium zu einem mehrzelligen Lappen, dessen weiteres Wachsthum indessen sehr langsam fortschreitet. — Die mit einem Zellkern und Chlorophyllkörnern versehene Spore vergrössert sich mit beginnender Keimung, wird birnförmig und theilt sich in zwei Zellen, deren eine kleinere fast nur farblosen Inhalt in sich aufnimmt und bald zu einem langen hyalinen Wurzelhaar auswächst (Fig. 274 *I, II, III w*), während die vordere grössere die sich durch Theilung mehrenden Chlorophyllkörner der Spore in sich aufnimmt und unter weiteren Theilungen den an der Spitze fortwachsenden, sich bald verzweigenden ersten Prothalliumlappen erzeugt (*III—IV*). — Die Zellenvermehrung ist dabei eine anscheinend sehr unregelmässige: schon die ersten Theilungen sind verschieden; bald ist die erste Wand in der chlorophyllhaltigen primären Scheitelzelle wenig geneigt gegen die Längsaxe des Pflänzchens (bei E. Telmateja zuweilen dichotomirend); in anderen Fällen dagegen wächst diese Zelle in einen längeren Schlauch aus, dessen Scheiteltheil durch eine Querwand abgeschnitten wird (zuweilen bei L. arvense). Das fernere Wachsthum wird durch eine oder mehrere Scheitelzellen vermittelt, die

1) G. W. Bischoff: Die kryptogamischen Gewächse (Nürnberg 1828). — W. Hofmeister: Vergl. Unters. (1851). — Derselbe: Ueber die Keimung der Equiseten (Abh. d. k. Sächs. Ges. d. Wiss. 1855. IV, 168). — Derselbe: Ueber Sporenentwickelung der Equiseten (Jahrb. f. wiss. Bot. III, p. 283). — Thuret (in Ann. des sciences nat. 1851. XVI, 31). — Sanio: Ueber Epidermis und Spaltöffn. der Equis. (Linnaea Bd. 29, Hft. 4). — C. Cramer: Längenwachsthum und Gewebebildung bei Equ. arvense und sylvaticum (Pflanzenphys. Unters. von Nägeli und Cramer. III. 1855). — Duval-Jouve: Histoire naturelle des Equisetum (Paris 1864). — H. Schacht: Die Spermatozoiden im Pflanzenreich (Braunschweig 1864). — Max Rees: Entwickelungsgeschichte der Stammspitze von Equis. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1867. VI, 209). — Milde: Monographia equisetorum in Nova acta Acad. Leop. Carolinae. XXXV. 1867. — Nägeli und Leitgeb: Entstehung und Wachsthum der Wurzeln (Beitr. zur wissenschaftl. Bot. von Nägeli. Heft IV. München 1867). — Pfitzer: über die Schutzscheide (Jahrb. für wissensch. Bot. VI. 297). — Russow: vergl. Unters. über die Leitbündelkrypt. Petersburg 1872. p. 41. — Janczewsky: (über die Archegonien bot. Zeitg. 1872 p. 420. — Van Tieghem: (über Wurzeln) in Ann. des sc. nat. 5e série T. XIII.

sich durch Querwände theilen, während in den Segmenten Längswände in schwer erkennbarer Ordnung auftreten; durch Ausstülpung seitlicher Zellen werden Verzweigungen angelegt, die dann in ähnlicher Weise fortwachsen; dabei findet beständige Vermehrung der Chlorophyllkörner durch Theilung in den sich vermehrenden Zellen statt. Die jungen Prothallien sind bei E. Telmateja gewöhnlich schmal, bandartig, aus einer Zellschicht gebildet. Die älteren Prothallien sind bei anderen Arten und wohl auch bei jener unregelmässig lappig verzweigt, einer der Lappen gewinnt eher oder später die Oberhand, wird dicker, fleischig mehrschichtig und treibt auf seiner Unterseite Wurzelhaare.

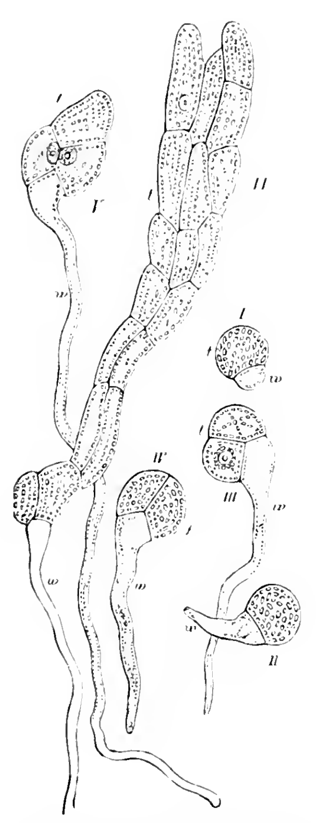



Fig. 274. Erste Entwickelungsstadien des Prothalliums von Equisetum Telmateja; *w* überall das erste Wurzelhaar, *t* die Anlage des Thallus; Entwickelungsfolge nach den Nummern *I*–*VI*. (Vergr. ungef. 200).

Die Prothallien der Equiseten sind vorwiegend dioecisch; die männlichen bleiben kleiner und erreichen einige Millimeter Länge, nur an spät erscheinenden Sprossen bilden sie in Ausnahmefällen Archegonien (Hofmeister); die weiblichen werden viel grösser (bis 1/2 Zoll); Hofmeister vergleicht sie mit dem Thallus von Anthoceros punctatus, Duval-Jouve mit einem krausen Endivienblatt. Nach dem letztgenannten Autor erscheinen die Antheridien etwa fünf Wochen nach der Keimung, die Archegonien weit später. Diese Angaben beziehen sich vorzugsweise auf E. arvense, limosum, palustre, nach Duval-Jouve sind die Prothallien von E. Telmateja und silvaticum breiter und weniger verzweigt, die von ramosissimum und variegatum mehr schmächtig und verlängert.

Die Antheridien entstehen am Ende oder am Rand des grösseren Lappen des männlichen Prothalliums. Die Scheitelzellen der Hüllschicht des Antheridiums enthalten wenig oder gar kein Chlorophyll, sie weichen (ähnlich wie bei den Lebermoosen) bei Wasserzutritt aus einander, um die noch in Bläschen eingeschlossenen Spermatozoiden, deren Zahl 100—150 ist, zu entlassen. Von den zwei bis drei Windungen des Spermatozoids, welches hier grösser ist, als bei anderen Kryptogamen, trägt die hintere dickere einen Anhang auf der Innenseite, den Hofmeister als undulirende Flosse, Schacht als dünnwandige Protoplasmablase bezeichnet, in welcher Stärkekörnchen und Saft enthalten sind (vergl. die Farne und Isoëten).

Die Archegonien entstehen aus einzelnen, oberflächlichen Zellen des Vorderrandes der dickfleischigen Lappen des weiblichen Prothalliums; indem der Thallus unter ihnen fortwächst, kommen sie, ähnlich wie bei Pellia, auf seine Oberseite zu stehen. Die Mutterzelle des Archegonium wird nach beträchtlicher Auswölbung durch eine der Thallusfläche parallel laufende Wand getheilt; aus der äusseren Zelle bildet sich die Halswand, die später aus vier parallelen Zellreihen besteht. Die oberen vier Zellen werden sehr lang, die mittleren vier blei-

ben kürzer, die vier unteren strecken sich kaum und tragen gleich den die Centralzelle umgebenden Zellen des Thallus durch ihre Vermehrung zur Bildung der ein- bis zweischichtigen Bauchwand des Archegoniums bei. Die andere, dem Gewebe ganz eingesenkte Zelle verlängert sich, während die Halswandung sich

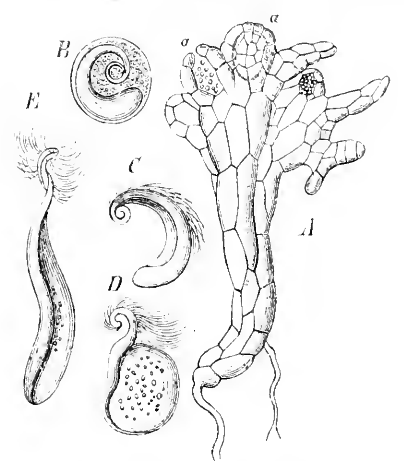



Fig. 275. *A* männliches Prothallium mit den ersten Antheridien *a* von Equisetum arvense nach Hofmeister (200); *B—E* Spermatozoiden von Equisetum Telmateja nach Schacht.

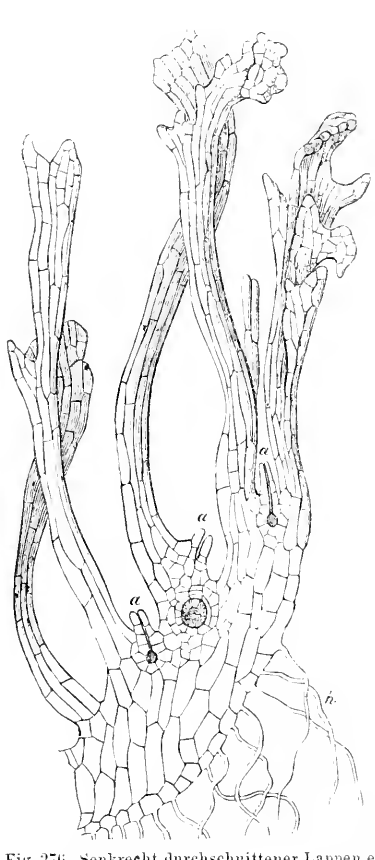



Fig. 276. Senkrecht durchschnittener Lappen eines starken weiblichen Prothalliums von Equisetum arvense nach Hofmeister; bei *a a a* zwei fehlgeschlagene und ein befruchtetes Archegonium; *h* Wurzelhaare (Vergr. ungefähr 60).

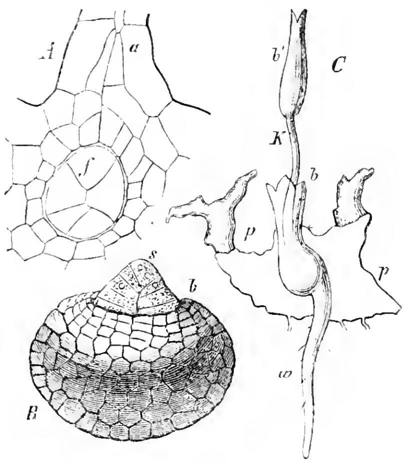



Fig. 277. Entwickelung des Embryos von Equisetum arvense nach Hofmeister; *A* senkrecht durchschnittenes Archegonium *a* mit dem Embryo *f* (200); *B* weiter entwickelter, frei präparirter Embryo; *b* erste Blattanlage, *s* Scheitel des ersten Sprosses (200); *C* senkrechter Durchschnitt eines Prothalliumlappens *p p* mit einem jungen Schachtelhalm, dessen erste Wurzel *w*, dessen Blattscheiden *b b* sind (10mal vergr.).

bildet, und drängt sich zwischen die vier Zellreihen derselben hinein; der so gebildete Fortsatz wird durch eine Querwand von dem unteren dicken Theil der Zelle abgetrennt; jene ist nun die einzige Halscanalzelle, dieser dagegen stellt die Centralzelle des Archegoniums dar, deren Inhalt sich in eine obere Bauchcanalzelle und eine untere theilt, welche letztere sich contrahirend zur Eizelle wird. In diesen Vorgängen gleicht das Equisetenarchegonium dem der Farne,

nur weicht es darin ab, dass die Halscanalzelle nicht die ganze Halslänge durchsetzt (Janczewski). Die vier oberen langen Halszellen biegen sich, wenn der Halscanal entsteht, halbkreisförmig radial nach aussen, einem vierarmigen Anker ähnlich. — Unmittelbar nach der Befruchtung schliesst sich der Halscanal, die Eizelle, deren Kern verschwindet, vergrössert sich, die Zellen der sie umgebenden Gewebeschicht des Prothalliums beginnen sich lebhaft zu vermehren.

(2) Entwickelung der sporenbildenden Generation, des Schachtelhalms. Die Bildung des Embryo aus der Eizelle erfolgt durch Theilungen, deren erste zur Axe des Archegoniums geneigt ist, worauf in jeder der beiden Zellen nach Hofmeister eine der ersten Wand senkrecht aufgesetzte Theilungswand entsteht: der Embryo erscheint aus vier wie Kugelquadranten gelagerten Zellen zusammengesetzt. Aus dem unteren Quadranten entsteht nach dem genannten Autor der Fuss (den er als primäre Axe bezeichnet), aus einem der seitlichen die Anlage des ersten Sprosses, der sich bald aufrichtet und einen Ringwulst als erste Blattanlage, die dann dreizähnig auswächst (bei $B$), erzeugt: erst jetzt (?) entsteht die erste Wurzel aus einer inneren Gewebezelle. Es ist hierbei zu bemerken, dass Hofmeister's letztgenannte Angabe einerseits einen wesentlichen Unterschied in der Anlage der ersten Wurzel der Equiseten und der übrigen Gefässkryptogamen constatiren würde, dass andererseits die Entstehung der ersten beblätterten Axe aus einem der Quadranten des Embryo zwar den Verhältnissen der Farne und Rhizocarpeen entspricht, dafür aber mit dem sonstigen Wachsthum der Equiseten nicht übereinstimmt, da bei ihnen alle übrigen Sprosse aus inneren Gewebezellen hervorgehen. Dem gegenüber behauptet Duval-Jouve in der That, dass die erste beblätterte Axe im Innern des bereits vielzelligen Embryo seitlich angelegt wird, so dass also auch der erste Spross der Equiseten endogener Bildung wäre. Bei den unerklärlichen Irrthümern dieses Schriftstellers bezüglich des Scheitelwachsthums ist allerdings auf seine Aussage Hofmeister gegenüber wenig Werth zu legen; die Frage ist aber jedenfalls neuer Untersuchungen werth.

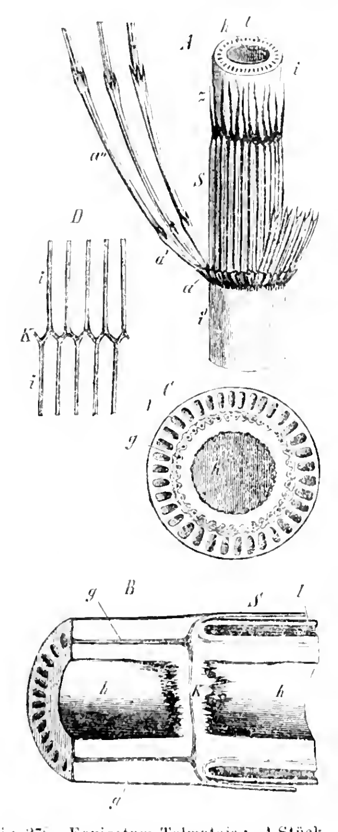



Fig. 278. Equisetum Telmateja: $A$ Stück eines aufrechten Stammes in nat. Gr. $i$, $i'$ Internodien; $h$ Centralhöhle derselben, $l$ Lacunen der Rinde; $S$ Blattscheide, $z$ deren Gipfel; $a$, $a'$, $a''$ die unteren Glieder dünner Laubsprosse. — $B$ Längsschnitt eines Rhizoms etwa 2mal vergr.; $k$ Querwand zwischen den Hohlungen $h$ $h$, $g$ Fibrovasalstrange, $l$ Rindenlacunen, $S$ Blattscheide. — $C$ Querschnitt eines Rhizoms, etwa 2mal vergr.; $g$ und $l$ wie vorhin. $D$ Fibrovasalstrangverbindungen $k$ eines oberen und eines unteren Internodiums $i$, $i'$, bei $K$ der Knoten.

Der erste, Blätter tragende Spross wächst aufwärts und bildet 10—15 Internodien mit dreizähnigen Scheidenblättern; bald erzeugt er an seiner Basis einen neuen stärkeren Spross mit vierzähnigen Scheiden (E. arvense, pratense, variegatum, Hofmeister), der seinerseits neuen Sprossgenerationen den Ursprung giebt,

die immer dickere Stengel und zahlreichere Scheidenzähne entwickeln; zuweilen schon der dritte oder einer der folgenden Sprosse dringt abwärts in den Boden ein, um das erste perennirende Rhizom zu bilden, welches nun seinerseits von Jahr zu Jahr neue unterirdische Rhizome und aufstrebende Laubsprosse erzeugt.

Um das Verständniss des Wachsthums des Stammes und der Blätter zu erleichtern, ist es nöthig, zuvor einen Blick auf ihre Architectur im fertigen Zustand zu werfen. Jeder Equisetenspross besteht aus einer Reihe meist hohler, an ihrer Basis durch eine dünne Querwand geschlossener Axenglieder (Internodien), deren jedes oben in eine das nächste Internodium umfassende Blattscheide übergeht, die ihrerseits am oberen Rande in drei, vier, meist mehr Zipfel sich spaltet; aus jedem Scheidenzipfel läuft ein Fibrovasalstrang in das Internodium hinab, geradlinig bis zum nächstälteren Knoten, parallel mit den übrigen Strängen desselben Internodiums; am unteren Ende spaltet sich jeder Strang in zwei kurze, divergirende Schenkel, durch welche er sich mit den zwei benachbarten Strängen des nächst unteren Internodiums, da wo sie aus ihren Scheidenzipfeln in dieses hinabsteigen, verbindet; die Stammglieder und ihre Quirle (Blattscheiden) alterniren nämlich, und da in jedem Glied die Anordnung der Stränge, Blattzipfel, vorspringenden Längsleisten und Thäler (Rillen) genau regelmässig im Querschnitt sich wiederholt, so treffen immer die Bildungen eines Gliedes in die Zwischenräume der homologen Bildungen des nächst oberen und nächst unteren Gliedes. Zeigt das Internodium auf seiner Oberfläche vorspringende Längsleisten, so läuft je eine solche aus der Spitze jedes Blattzipfels, parallel mit den anderen, bis zur Basis des Internodiums hinab; zwischen je zwei Blattzipfeln beginnt eine Rille oder Rinne, die sich ebenfalls bis zur Basis des Internodiums fortsetzt. Die vorspringenden Leisten liegen auf denselben Radien, wie die Fibrovasalstränge, deren jeder einen Luftraum (Carinalhöhle) enthält, die Thäler oder Rinnen liegen auf denselben Radien mit den Lacunen des Rindengewebes (die zuweilen fehlen) und alterniren mit den Fibrovasalsträngen. — Die Zweige und Wurzeln entspringen ausschliesslich innerhalb der Basis der Blattscheide. Wie diese ein Quirl ist, so sind auch Zweige und Wurzeln in Quirlen geordnet. Die Zweige sind sämmtlich endogener Entstehung, sie entspringen im Innern des Basalgewebes der Blattscheide, auf einem Radius des Stammes, der zwischen die Fibrovasalstränge, also auch zwischen die Blattzipfel der Scheide trifft; unter jeder Zweigknospe kann eine Wurzel entstehen; beide durchbrechen die Blattscheide an ihrer Basis. — In diesen Verhältnissen stimmen alle Stammglieder überein, sie mögen als unterirdische Rhizome, als Knollen, als aufstrebende Stengel, als Laubzweige oder als Sporangienträger entwickelt sein.

Das von zahlreichen jüngeren Blattscheiden umhüllte Stammende gipfelt in einer grossen Scheitelzelle, deren obere Wandung kugelig gewölbt ist, während sie nach unten und seitlich von drei fast planen Wänden begrenzt wird; die Scheitelzelle hat somit die Form einer dreiseitigen Pyramide, deren aufwärts gekehrte Basalfläche ein beinahe gleichseitiges sphärisches Dreieck ist. Die Segmente werden durch Wände abgeschnitten, welche den schiefen Seiten der Scheitelzelle, d. h. den jüngsten Hauptwänden der Segmente parallel sind: die schraubenlinig nach $1/3$ geordneten Segmente liegen zugleich in drei geraden Reihen. — Jedes Segment hat die Form einer dreiseitigen Tafel mit einer oberen und unteren dreiseitigen Hauptwand, einer rechts und einer links liegenden vierseitigen

Seitenwand und einer äusseren gekrümmten vierseitigen Wand. Jedes Segment theilt sich, wie Cramer und Rees gezeigt haben und ich bestätigt fand, zunächst durch eine den Hauptwänden parallele Wand (Halbirungswand) in zwei gleiche auf einander liegende Tafeln von der halben Höhe des Segments; dann wird im regelmässigsten Falle jede Segmenthälfte durch eine beinahe radiale, senkrechte Wand (Sextantenwand) nochmals halbirt; das Segment besteht nun aus vier Zellen, von denen zwei über einander liegende bis ins Centrum reichen, die zwei

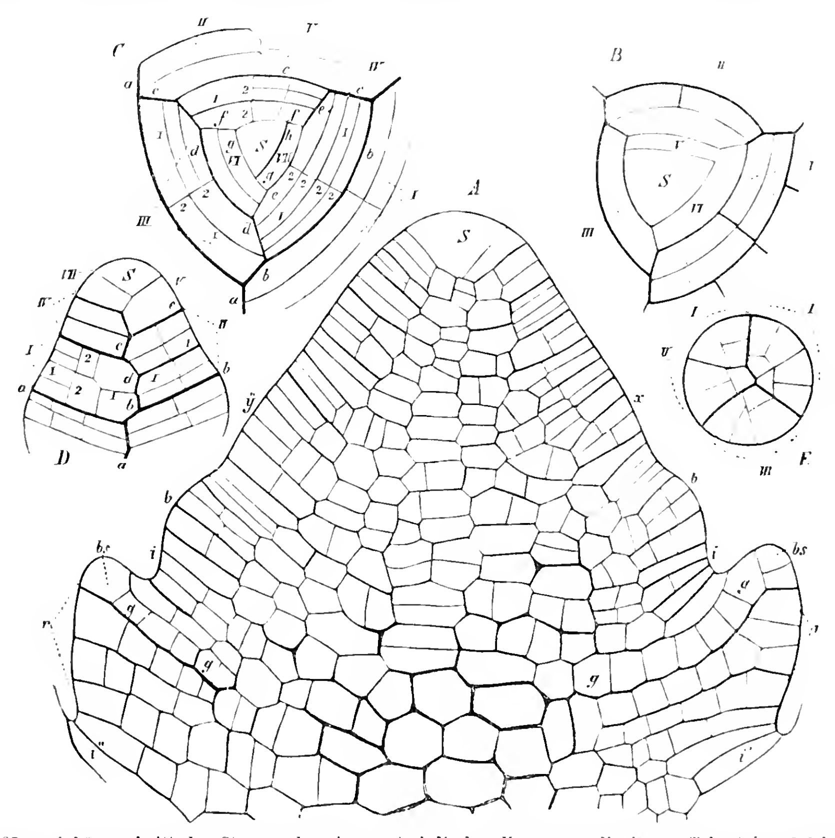


Fig. 279. *A* Längsschnitt des Stammendes einer unterirdischen Knospe von Equisetum Telmateja; *S* Scheitelzelle; *xy* erste Andeutung eines Ringwalles zur Blattbildung, *bb* ein älterer solcher; *bs bs* die Scheitelzellen eines schon stark hervorgetretenen Blattwulstes; *rr* Anlage des Rindengewebes der Internodien, *gg* Zellreihen, aus denen das Blattgewebe und dessen Fibrovasalstrang hervorgeht; *ii* die unteren Zellschichten der Segmente, die sich an der Blattbildung nicht betheiligen (nach der Natur). — *B* Horizontalprojection der Scheitelansicht eines Stammendes von Equisetum Telmateja; *s* Scheitelzelle, *I—V* die successiven Segmente, die älteren weiter getheilt. — *C, D, E* nach Cramer; *C* Horizontalprojection der Scheitelansicht von Equisetum arvense; *D* optischer Längsschnitt eines sehr schmächtigen Stammendes; *E* Querschnitt des Stammendes nach dem Auftreten der Sextantenwände und ersten Tangentialwände. Die römischen Ziffern bezeichnen die Segmente, die arabischen die in ihnen auftretenden Wände ihrer Reihenfolge nach; die Buchstaben die Hauptwände der Segmente.

anderen nicht, weil die Sextantenwand nicht eigentlich radial steht, sondern im Innern an eine der Seitenwände des Segmentes (an die anodische Wand) sich ansetzt (Fig. 279, *E*). In den vier Zellen jedes Segments folgen nun noch ohne strenge Regel Theilungen parallel den Haupt- und Seitenwänden, und bald treten auch t a n g e n t i a l e Theilungen ein, wodurch das Segment in Innen- und Aussenzellen zerfällt, in denen nun weitere Theilungen erfolgen: jene liefern das Mark, wel-

ches bei der Streckung des Stammes bis an die Querwand an der Basis jedes Internodiums bald zerstört wird, diese erzeugen die Blätter und das gesammte Gewebe der hohlen Internodien. — Die Segmente sind, wie erwähnt, ihrer Anlage nach in einer Schraubenlinie nach $^1/_3$ geordnet, und da jedes Segment ohne Ausnahme (wie bei den Moosen) ein Blatt oder doch einen Theil einer Blattscheide erzeugt, so müssten auch die Blätter der Equiseten einer den Stamm umlaufenden Schraubenlinie eingefügt sein; das ist nun in der That zuweilen so bei abnormem Wachsthum; bei normalem Wuchs aber findet schon frühzeitig eine kleine Verschiebung statt, der Art, dass immer drei Segmente, welche einen Umlauf bilden, sich zu einer Querscheibe des Stammes anordnen, wobei ihre Aussenflächen eine Ringzone darstellen; nach Rees, der dies Verhalten entdeckt hat, werden die drei Segmente eines Umlaufs rasch hinter einander gebildet, während zwischen dem letzten Segment des vorhergehenden und dem ersten des folgenden Umlaufs eine längere Zeit vergeht. So entsteht also durch verschiedenes Wachsthum der Segmente in der Längsrichtung aus jedem Umlauf der Wendeltreppe, welche durch die Segmente dargestellt wird, die Anlage eines Quirls, der somit streng genommen ein unächter, weil durch nachträgliche Verschiebung entstandener Quirl ist. — Jeder Segmentquirl bildet nun eine Blattscheide und das darunter liegende Internodium des Stammes. Während der Anordnung dreier Segmente in eine Querscheibe finden die oben erwähnten Theilungen in ihnen statt, wobei jedes Segment in einen vier- bis sechsschichtigen Zellkörper übergeht. Sobald ihr Umfang eine Querzone bildet, beginnt die Entwickelung der Blattanlage durch das Wachsthum der Aussenzelle der Segmente; sie bilden einen Ringwall; eine der oberen Zellschichten des Segments tritt am stärksten nach aussen vor, bildet den Scheitel (die kreisförmige Scheitellinie) des Walles (*bs* in Fig. 279, 280 *b'*), und ihre am meisten nach aussen liegenden Zellen (Scheitelzellen) theilen sich durch abwechselnd der Stammaxe zu- und abgeneigte Wände, während die kreisförmige Scheitellinie sich immer mehr erhebt und so der Ringwall selbst zu einer das Stammende umhüllenden Scheide wird. Dieselbe Zellschicht, deren äusserste Zel-

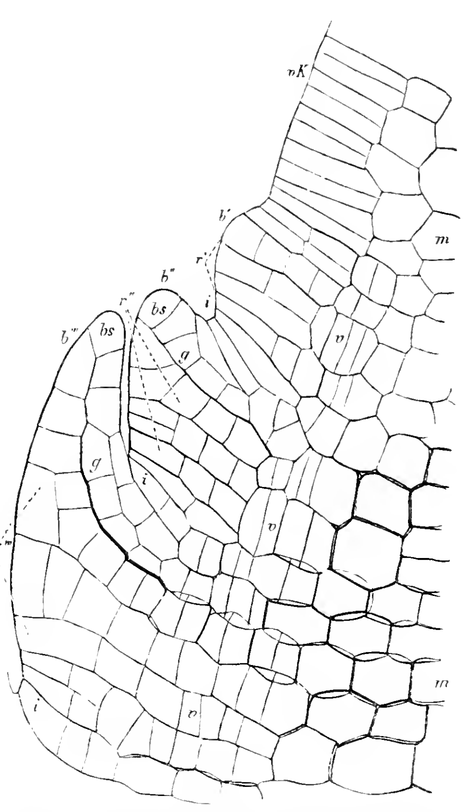



Fig. 280. Equisetum Telmateja, linke Hälfte eines radialen Längsschnittes unterhalb des Scheitels einer unterirdischen Knospe (im September); *vK* unterer Theil des Vegetationskegels; *b'*, *b''*, *b'''* Blätter, *bs* deren Scheitelzellen; *r'*, *r''*, *r'''* Rindengewebe der entsprechenden Internodien; *m*, *m* Mark; *v v v* Verdickungsring; *g g* Zellschicht, aus welcher der Fibrovasalstrang des Blattzipfels entsteht.

len die Scheitellinie des Ringwalles darstellen, bildet im Innern der Scheide ein Theilungsgewebe, in welchem die Fibrovasalstränge der Blattscheide entstehen. Die unteren Zellschichten des Segmentquirls wachsen nur wenig nach aussen und oben, theilen sich durch senkrechte, später lebhaft durch Querwände und liefern so das Gewebe des Internodiums, welches in das Blattgewebe continuirlich übergeht: eine innerhalb liegende hohlcylindrische Schicht dieses Gewebes (Fig. 280 *v v*) zeichnet sich durch zahlreiche Längstheilungen aus, sie bildet einen Meristemring (oder Verdickungsring im Sinne Sanio's), in welchem die senkrecht absteigenden Fibrovasalstränge des Internodiums angelegt werden; die letzteren bilden die Verlängerungen der Stränge der Blattzipfel, mit denen sie wie Fig. 281 *g*, *g'* zeigt, in einem stumpfen Winkel zusammentreffen und dann bogenförmig zur Bildung gemeinsamer Stränge verschmelzen. Die ausserhalb dieses die Stränge erzeugenden Meristemringes liegenden Zellschichten erzeugen die Rinde des Internodiums, zwischen ihren Zellen treten bald luftführende Interstitien auf. — Auf der Scheitellinie des Ringwalles, der eine Blattscheide bildet, treten schon frühzeitig an mehreren regelmässig vertheilten Puncten die Anlagen der Blattzähne (Scheidenzähne) als Protuberanzen hervor, deren jede in ein oder zwei Scheitelzellen endigt (Fig. 282) [1].

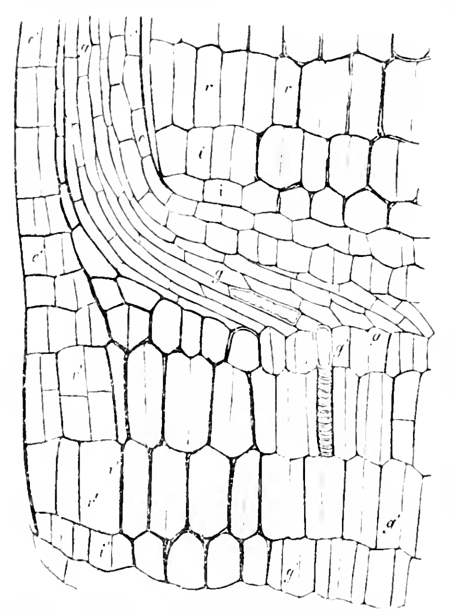


Fig. 281. Wie die vorige Figur, aber tiefer unter dem Scheitel; zeigt die weiter fortgeschrittene Differenzirung von Blattscheide und Internodium; *r r* Rinde des oberen, *r' r' r'* die des unteren Internodiums; *e e* die innere, *e' e'* die äussere Epidermis der Blattscheide; *g g* der dem Blatt angehörige Schenkel des Fibrovasalstranges, *g' g' g'* der dem Internodium angehörende absteigende Schenkel desselben; wo sie zusammentreffen, entsteht das erste Ringgefäss.

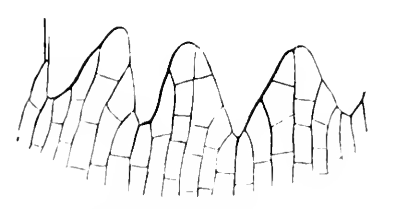


Fig. 282. Aussenansicht dreier Zipfel einer jungen Blattscheide von Equisetum Telmateja.

Die Equiseten sind die einzige Pflanzenklasse [2], deren Verzweigung ausschliesslich auf der Bildung endogener Seitenknospen beruht. Sie entstehen im Gewebe der jüngsten Blattwülste, schon lange vor der Differenzirung der Fibrovasalstränge an den Stellen, welche senkrecht unter dem Winkel zwischen je zwei Scheidenzähnen liegen, mit diesen also alternirend. Der morphologische Ort ihrer Entstehung ist noch nicht genau präcisirt: wahrscheinlich ist es eine Zelle derjenigen Schicht, welche auch den Fibrovasalsträngen den Ursprung giebt, aus welcher sich eine Knospe entwickelt. Hofmeister zeigte zuerst, dass jede Knospe aus einer Zelle des inneren Gewebes hervorgeht, und wenn ich selbst auch keine

1) Ueber die ursprüngliche Zahl und spätere Vermehrung der Scheidenzähne u. s. w. vergl. Hofmeister und Rees l. c.

2) Vergl. jedoch die Jungermannieen p. 357.

einzelligen Zustände gesehen habe, so fand ich doch Zweiganlagen, die erst aus zwei bis vier Zellen bestanden: sie zeigten, dass schon die ersten drei Theilungen der Zweigmutterzelle nach drei Richtungen so geneigt sind, dass dadurch sofort eine dreiseitig pyramidale Scheitelzelle zu Stande kommt; die ersten drei Theilungen bilden also die ersten drei Segmente. Seitliche Knospen der Rhizome von E. Telmateja und arvense im Spätherbst oder zeitigen Frühjahr längs durchschnitten, zeigen gewöhnlich alle Entwickelungsgrade der endogenen Knospen; nachdem sie mehrere Blattwülste gebildet haben, ihr Scheitel von einer festen Blätterhülle bedeckt ist, durchbrechen sie die Basis der Blattscheiden. Sie können auch längere Zeit ruhen, wie der Umstand zeigt, dass Knospen hervorbrechen, wenn die unterirdischen Knoten aufstrebender Stämme dem Lichte ausgesetzt werden. Man darf annehmen, dass der Anlage nach immer so viel Knospen wie Scheidenzähne vorhanden sind: an den aufrechten Laubstämmen von E. Telmateja, arvense u. a. gelangen sie auch sämmtlich zur Ausbildung, sie erzeugen die dünnen, zahlreichen, grünrindigen Belaubungssprosse dieser Arten; bei anderen Arten ist die Zweigentwickelung spärlicher, manche, wie E. hiemale, bilden gewöhnlich gar keine oberirdischen Seitensprosse, wohl aber, wenn die Endknospe des Halmes beschädigt wird, wo dann der nächst untere Knoten aussprosst. An den Rhizomen treten sie meist nicht als vollzählige Quirle hervor, sondern zu zwei bis drei, dafür aber desto kräftiger, um entweder neue Rhizome oder aufstrebende Stämme zu bilden. Da in den erst genannten Fällen die Anlegung der Knospen in streng acropetaler Folge, der Blattbildung entsprechend, fortschreitet, so darf man annehmen, dass in solchen Fällen, wo die Sprossen erst später durch zufällige Verhältnisse hervorgelockt werden, ihre Knospen im Innern bis dahin geruht haben.

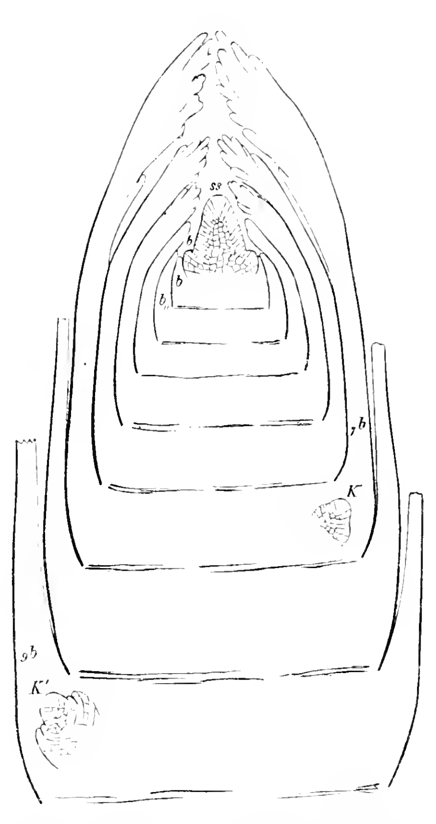
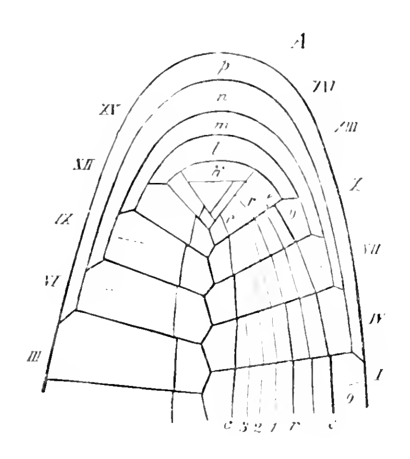



Fig. 283. Längsschnitt durch eine unterirdische Knospe von Equisetum arvense: *ss* Scheitelzelle des Stammes; *b* bis *9b* die Blätter; *K*, *K'* zwei Knospen; die Querlinien im Stamm deuten die Lage der Diaphragmen an.

Die Wurzeln entstehen in Quirlen, je eine unmittelbar unter einer Knospe, doch kommen auch sie nicht immer zur Entwickelung, können aber selbst an oberirdischen Knoten durch Feuchtigkeit und Dunkelheit hervorgerufen werden (Duval-Jouve). Ihre Entwickelung wurde von Nägeli und Leitgeb studirt (l. c.), sie gleicht in den frühesten Stadien, welche durch Fig. 284 schematisch dargestellt sind, wesentlich der der Farnwurzeln; die Rinde differenzirt sich in eine innere und eine äussere Schicht; jene bildet luftführende Intercellularräume, welche

anfangs gleich den Zellen selbst in radiale und concentrische Reihen geordnet sind, durch Zerreissen der Zellen vereinigen sie sich später zu einem grossen, den Fibrovasalstrang umgebenden Luftraum. Bei der Ausbildung des Fibrovasalstrangs der Wurzel theilen sich von den sechs primären Zellen desselben (im Querschnitt gesehen) zunächst die drei den Mittelpunct erreichenden durch je eine tangentiale Wand, so dass die Gefässbündelanlage nun aus drei inneren und sechs äusseren Zellen besteht; die sechs äusseren Zellen erzeugen ein cambiales Gewebe, in welchem von zwei oder drei peripherischen Puncten ausgehend die Gefässbildung nach innen fortschreitend beginnt; eine der drei inneren Zellen bildet zuletzt ein weites centrales Gefäss; im Umfang des Gefässbündels entsteht Phloëm. — Während bei den anderen Gefässkryptogamen die innerste Schicht des Rindengewebes zur Strangscheide (Pleromscheide, Schutzscheide) wird, indem ihre radialen Wände die charakteristische Faltung zeigen, tritt diese Eigenthümlichkeit bei den Equisetenwurzeln an der zweitinnersten Rindenschicht auf, während die innerste, dem axilen Strang unmittelbar angrenzende gewissermaassen das den Equisetenwurzeln fehlende Pericambium ersetzt. Doch unterscheidet sich diese innerste Rindenschicht von dem Pericambium der anderen Kryptogamenwurzeln wieder dadurch, dass aus ihr die Seitenwurzeln entspringen, die also hier wie bei allen Kryptogamen aus der inneren Rindenschicht erzeugt werden; da hier aber das Pericambium fehlt, so entstehen die Wurzelanlagen dicht an den äusseren Gefässen des axilen Stranges. Die Zellen, deren jede einer Seitenwurzel den Ursprung giebt, werden in streng acropetaler Reihenfolge in der innersten Rindenschicht, an der Aussenkante der primären Gefässe angelegt.



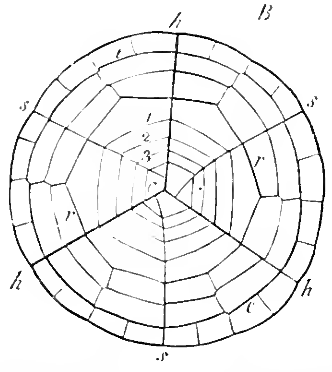
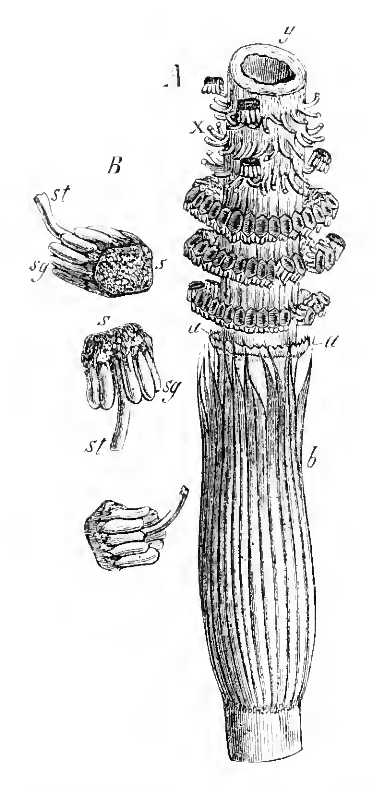




Fig. 281. Schema der Zelltheilungsfolgen in der Wurzelspitze von Equisetum hiemale nach Nägeli und Leitgeb. (Dieses Schema gilt der Hauptsache nach auch für die Farne und für Marsilia). — *A* Längsschnitt, *B* Querschnitt am unteren Ende von *A*. — *h*, *h*, *h* sind die Hauptwände, *s*, *s*, *s* die Sextantenwände der Segmente, die ihrerseits in *A* mit *I* bis *XVI* bezeichnet sind; *k*, *l*, *m*, *n*, *q* die Kappen der Wurzelhaube, mit Weglassung aller weiteren Theilungen; im Wurzelkörper bedeutet *c c* die Cambiumwände, durch welche der primordiale Fibrovasalstrang von der Rinde geschieden wird; *e* die Grenzwand zwischen Epidermis (*o*) und Rinde (Epidermiswand); *r*, *r* Grenzwand zwischen äusserer und innerer Rinde (Rindenwand); 1, 2, 3 die auf einander folgenden tangentialen Wände, durch welche die innere Rinde mehrschichtig wird (mit Weglassung der radialen Theilungen).

Die Sporangien der Equiseten sind Auswüchse eigenthümlich metamorphosirter Blätter, welche in meist zahlreichen Quirlen am Gipfel gewöhnlicher oder speciell zu diesem Zwecke bestimmter Sprosse auftreten. Ueber der letzten sterilen Blattscheide der fertilen Axe wird zunächst eine unvollkommen ausgebildete Blattscheide, der Ring (Fig. 285 *a*), ein den Hochblättern der Phanerogamen ungefähr entsprechendes Gebilde, erzeugt; der Ring ist

bald mehr, bald weniger blattartig entwickelt; über ihm werden nun, wie bei der gewöhnlichen Blattbildung der Equiseten in acropetaler Folge Ringwülste unter dem fortwachsenden Sprossende angelegt, die aber nur wenig vorspringen; den Zähnen gewöhnlicher Blattscheiden entsprechend, tritt aus jedem dieser Wülste eine grössere Zahl von Protuberanzen hervor, so entstehen mehrere, dicht über einander liegende Wirtel halbkugeliger Hervorragungen, die, an ihrem äusseren Theil stärker im Umfang wachsend, sich gegenseitig drücken und so polygonal, meist sechsseitig werden, während das Basalstück jeder Protuberanz dünner bleibt und den Stiel des



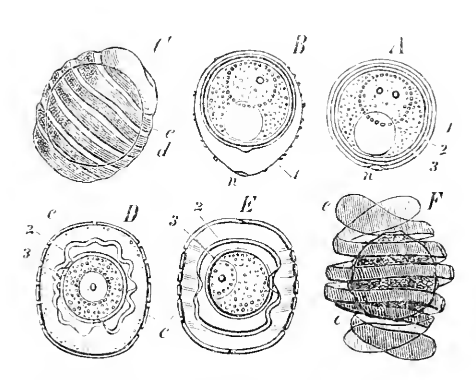




Fig. 286. Ausbildung der Sporen von Equisetum limosum (800). *A* unreife Spore mit drei Häuten frisch in Wasser; *B* dieselbe nach zwei bis drei Minuten in Wasser, die äussere Hautschicht hat sich abgehoben; man sieht neben dem Zellkern eine grosse Vacuole; *C* beginnende Elaterenbildung an der äusseren Haut *e* (*e* = 1 in Fig. *A* u. *B*); *D*, *E* ähnliches Entwickelungsstadium im optischen Durchschnitt nach zwölfstündigem Liegen in Glycerin, *e* die Elateren bildende Haut, 2 und 3 die von einander abgehobenen inneren Häute; *F* die äussere Haut in schraubige Elateren zerspalten, diese durch Chlorzinkjod schön blau gefärbt.

Fig. 285. Equisetum Telmateja. *A* der obere Theil eines fertilen Stengels mit der unteren Hälfte der Aehre (nat. Gr.); *b* Blattscheide, *a* der sogen. Ring (Hochblatt); *x* die Stiele abgeschnittener Sporangialblätter, *y* Querschnitt der Aehrenspindel. — *B* Schilder (Sporangialblätter) in verschiedenen Lagen, wenig vergr.: *st* der Stiel, *s* der Schild, *sg* die Sporangien.

sechsseitigen Schildes darstellt. Die Aussenfläche der Schilder ist zur Spindel des Fruchtstandes tangential; auf der Innenseite, der Spindel zugekehrt, entstehen die Sporangien zu fünf bis zehn auf einem Schild. Das einzelne Sporangium erscheint in frühen Entwickelungszuständen als stumpfes vielzelliges Wärzchen, dessen innerer Gewebekern die sich isolirenden Sporenmutterzellen erzeugt, während von drei äusseren Zellschichten, die ihn anfangs verhüllen, schliesslich nur die äusserste Wandung des Sporogoniums als Sporensack übrig bleibt. Die Mutterzellen der Sporen, in Gruppen von je vier oder acht zusammenhängend, schwimmen frei in einer den Sporangiensack erfüllenden, mit Körnchen durchstreuten Flüssigkeit. Die Vorgänge in den Mutterzellen bis zur Anlage der Sporen

wurden schon im ersten Buch bei Fig. 10 ausführlich geschildert; es wurde schon dort gezeigt, wie auch bei den Equiseten, dem entsprechenden Vorgang der Farne analog, die Viertheilung der Mutterzellen durch eine vorher angedeutete Zweitheilung eingeleitet wird. — Das reife Sporangium öffnet sich durch einen Längsriss auf seiner dem Stiel des Schildes zugekehrten Seite. Die sehr dünnwandigen Zellen der Wandung bilden vorher auf der Rückenseite schraubige, an der Bauchseite des Sporangiums ringförmige Verdickungsleisten, die nach Duval-Jouve bei E. limosum unmittelbar vor der Dehiscenz ausserordentlich schnell entstehen. — Die Ausbildung der Equisetensporen, nachdem sie durch Viertheilung ihrer Mutterzellen als nackte Primordialzellen entstanden sind, zeigt die Eigenthümlichkeit einer wiederholten Hautbildung. Jede Spore bildet zunächst eine äussere, nicht cuticularisirte, quellungsfähige Haut, die später, in zwei Schraubenbänder aufreissend, die sog. Elateren (Schleudern) darstellt; bald darauf erscheinen nach einander noch eine zweite und dritte Haut[1]. Alle drei liegen anfangs dicht auf einander, wie Schichten (Schalen) einer Haut; aber schon jetzt hebt sich, wenn die Spore im Wasser liegt, die äussere von den andern quellend ab (Fig. 286 *B*). Auch an der ganz frischen, eben in destillirtes Wasser gelegten Spore sind die drei Häute leicht zu unterscheiden (*A*), indem die äussere (1) farblos, die zweite (2) hellblau, die dritte (3) gelblich erscheint (E. Limosum). Bei weiterer Entwickelung hebt sich die äussere Haut wie ein weites Hemd von dem Körper der Spore ab (*C*, *d*, *e*) und zugleich treten nun die ersten Anzeichen der Elaterenbildung auf. Der optische Längsschnitt zeigt, dass die schraubigen Verdickungsbänder dieser Haut nur durch sehr schmale, sehr dünne Hautstellen getrennt sind (*D* und *E*); diese dünnen Streifen verschwinden endlich ganz, und die dickeren Partien treten (in trockener Umgebung) als zwei Schraubenbänder aus einander; diese beiden Bänder bilden im aufgerollten Zustand ein vierarmiges Kreuz, sie sind in der Mitte vereinigt, und an dieser Stelle der zweiten Haut angeheftet; diese Stelle ist es wahrscheinlich, die man schon an der unreifen Spore in Form einer nabelartigen Verdickung bei *n A*, *B* erkennt. Die ausgebildeten Elateren lassen eine äussere, sehr dünne cuticularisirte Schicht erkennen, sie sind ungemein hygroskopisch und rollen sich in feuchter Luft um die Spore, beim Austrocknen rollen sie sich wieder auf: wenn dies rasch wechselt (z. B. bei leisem Anhauchen unter dem Mikroskop), so gerathen die Sporen vermöge der Krümmungen der Elateren in lebhafte Bewegung. — Lässt man Sporen, deren äussere Haut noch nicht in die Elateren gespalten ist, die entsprechenden Differenzirungen aber schon zeigt (*D*, *E*), in Glycerin längere Zeit liegen, so zieht sich die Spore von ihrer dritten Haut umgeben bedeutend zusammen, während die zweite cuticularisirte Haut sich faltenwerfend von ihr abhebt. Die dritte Haut differenzirt sich in ein äusseres, körneliges, cuticularisirtes Exospor und eine innere Zellstoffschicht (Endospor).

Ueber die Systematik der Schachtelhalme ist hier wenig zu sagen, da alle jetzt lebenden Formen einander hinreichend nahe stehen, um in eine einzige Gattung (Equisetum) zusammengefasst zu werden; selbst die Equiseten früherer geologischer Zeitalter, die Calamiten, zeigen in dem Wenigen, was von ihrer Organisation noch kenntlich ist, die grösste Uebereinstimmung mit den jetzt lebenden Formen.

Der Habitus der Equiseten ist wie ihre morphologische Natur scharf umschrieben; bei allen perennirt der Pflanzenstock durch unterirdisch kriechende Rhizome, aus denen

1) Vergl. jedoch Russow l. c. p. 149.

sich jährlich senkrecht aufstrebende Sprosse über die Erdoberfläche erheben, um dort meist nur während einer Vegetationszeit, seltener während mehrerer Jahre auszudauern; die Sporangienstände erscheinen entweder am Gipfel dieser zugleich die Assimilation vermittelnden Axen oder an besonderen fertilen Sprossen, die, wenn sie chlorophyllfrei und unverzweigt sind, nach der Sporenaussaat absterben (E. arvense, Telmateja) oder nur den fertilen Gipfel abwerfen und sich dann wie vegetative Sprosse verhalten (E. sylvaticum, pratense). Die fruchtbaren Axen entwickeln sich aus den unterirdischen Internodien der vegetativen aufrechten Axen; sie verharren während des Sommers, wo diese entfaltet sind, unter der Erde im Knospenzustand, entwickeln aber ihren Fruchtstand schon während dieser Zeit, entweder so weit, dass im nächsten Frühjahr einfach die Streckung und Aussaat stattzufinden braucht (E. arvense, pratense, Telmateja u. a.), oder die Aehren erlangen erst im Frühjahr nach der Streckung der sie tragenden Axen ihre volle Ausbildung (E. limosum). Die Tracht der oberirdischen Sprosse wird vorzugsweise durch die Zahl und Länge der quirlständigen, meist sehr dünnen Seitenzweige bestimmt; bei manchen, wie E. trachyodon, ramosissimum, hiemale, variegatum fehlen sie für gewöhnlich ganz, bei anderen, wie palustre, limosum, sind sie ziemlich spärlich, bei wieder anderen endlich, wie E. arvense, Telmateja, sylvaticum, in grosser Fülle entwickelt. Die Höhe dieser Laubstengel ist bei unseren Arten meist 1—3 Fuss, bei E. Telmateja, wo die aufstrebende Axe der sterilen Sprosse chlorophyllfrei, farblos ist, erreicht diese 4—5 Fuss Höhe bei etwa 1/2 Zoll Dicke, während die schlanken Belaubungszweige auch hier kaum 1/2 Linie dick werden; die höchsten Stämme treibt E. giganteum in Südamerika, sie werden bis 26 Fuss hoch, aber nur etwa Daumens dick und durch benachbarte Pflanzen in aufrechter Stellung erhalten; die Calamiten wurden wohl ebenso hoch und bis zu einem Fuss dick. — Die Rhizome kriechen meist in einer Tiefe von 2—4 Fuss unter der Oberfläche und verbreiten sich über Flächenräume von 10—30 Fuss Durchmesser, doch werden sie auch in viel grösserer Tiefe gefunden; sie bewohnen gern nassen, kiesigen oder lehmigen Grund; ihre Dicke wechselt von 1—2 Linien bis zu 1/2 Zoll und mehr. Die Oberfläche der Rhizominternodien ist bei manchen Arten (E. Telmateja, sylvaticum u. a.) mit einem Filz von braunen Wurzelhaaren bedeckt, der auch die Blattscheiden selbst der unterirdischen Theile aufstrebender Stengel überzieht, ein Verhalten, welches an die Farne erinnert; bei anderen, wie E. palustre und limosum, ist die Oberfläche glatt, glänzend, bei noch anderen matt. Die Riefen und Rillen der oberirdischen Stengel sind an den unterirdischen meist wenig entwickelt, zuweilen sind die Rhizome drehrund; die Centralhöhle der Internodien fehlt hier zuweilen; die Lacunen der Fibrovasalstränge (Carinalhöhlen) und im Rindenparenchym (Vallecularhöhlen) sind hier immer vorhanden; durch sie wird den unterirdischen Organen die nöthige Luft, die in dem meist sehr bindigen Boden fehlt, von der Oberfläche aus zugeführt. — So wie die Fruchtstände, werden auch die Verzweigungen der Laubstengel schon im vorhergehenden Jahr in der unterirdischen Knospe ganz oder doch zum grössten Theil angelegt, so dass im Frühjahr nur die Streckung der Indernodien der aufstrebenden Axe und die Entfaltung der dünnen Seitenzweige stattfindet, was besonders bei E. Telmateja leicht zu verfolgen ist; alle wichtigeren Zellbildungen und die morphologisch entscheidenden Vorgänge finden bei diesen Pflanzen also unterirdisch statt; die oberirdische Entfaltung hat hauptsächlich nur den Zweck der Sporenaussaat und der Assimilation durch die chlorophyllreiche Rinde der Laubtriebe am Licht. Die rasche Streckung der aufrechten Stengel im Frühjahr wird wohl vorzugsweise durch die blosse Verlängerung der schon angelegten Internodialgewebezellen bewirkt, doch kommt auch dauerndes intercalares Wachsthum der Internodien und zwar an deren Basis innerhalb der Scheiden vor; dort bleiben die Gewebe oft lange Zeit jugendlich und bei E. hiemale schieben sich die noch kurzen Internodien mit hellerer Farbe nach überstandenem Winter aus den Blattscheiden hervor, um so mehr, je kürzer sie vor dem Winter waren.

Besondere Organe für vegetative Propagation, wie bei den Moosen, finden sich bei den Equiseten ebenso wenig wie bei den Farnen; dafür sind aber jedes Rhizomstück und

die unterirdischen Knoten aufstrebender Stämme zu Production neuer Stöcke geeignet. Bei manchen Arten schwellen einzelne unterirdische Sprosse zu eirunden (E. arvense) oder birnförmigen (E. Telmateja), etwa haselnussgrossen Knollen an; sie kommen nach Duval-Jouve auch bei E. palustre, sylvaticum, littorale vor, sind aber bei anderen (pratense, limosum ramosissimum, hiemale, variegatum) noch nicht beobachtet. Die Knolle wird durch starkes Dickenwachsthum eines Internodiums erzeugt, an dessen Ende die Knospe sitzt, diese kann wiederholt knollige Internodien bilden, so dass die Knollen perlschnurförmig werden, oder einfach als Rhizom auswachsen, oder es bildet sich zuweilen ein mittleres Internodium eines Rhizoms knollig aus. Das Parenchym dieser Knollen ist mit Stärke und anderen Nahrungsstoffen erfüllt; sie können, wie es scheint, lange ruhen und bei günstiger Gelegenheit neue Stöcke bilden.

Von den Gewebeformen der Equiseten ist vorzugsweise das Hautsystem und das Grundgewebe mannigfaltig ausgebildet; die Fibrovasalstränge, die bei den Farnen so dick und zumal in ihrem Xylemtheil so hoch organisirt sind, erscheinen bei den Equiseten weniger begünstigt, sie sind dünn, die Verholzung (wie bei vielen Wasser- und Sumpfpflanzen) im Xylemtheil sehr gering; die Festigkeit des Baues wird hier vorzugsweise durch das Hautsystem mit seiner hochausgebildeten Epidermis und die hypodermalen Faserstränge bewirkt. Das Folgende bezieht sich zunächst auf die Internodien; die Blattscheiden verhalten sich in ihrem unteren und mittleren Theil meist ähnlich, an den Zipfeln wird die Gewebebildung abweichender und einfacher.

Die Epidermiszellen sind in Richtung der Axe meist langgestreckt und in Längsreihen geordnet, deren Glieder mit queren oder wenig schiefen Wänden auf einander treffen; die Grenzwände benachbarter Zellen sind häufig undulirt. Die Epidermis der unterirdischen Internodien ist fast immer frei von Spaltöffnungen und besteht entweder aus dickwandigen oder dünnwandigen, meist braunwandigen Zellen, die bei manchen Arten, wie Telmateja und arvense, in zarte Wurzelhaarschläuche auswachsen. Die Epidermis der hinfälligen fertilen Stengel der obengenannten Arten ist der der Rhizome ähnlich, sie ist ohne Spaltöffnungen, ähnlich verhält sich auch der sterile aufrechte, farblose Stamm von E. Telmateja. Bei allen übrigen oberirdischen (mit Chlorophyllgewebe versehenen) Internodien und Blattscheiden (so wie auf der Aussenfläche der Schilder) bildet die Epidermis zahlreiche Spaltöffnungen, die immer in den Rillen, niemals auf den Riefen liegen und in einzelne oder dicht neben einander liegende Längsreihen geordnet sind; auf den Riefen sind die Epidermiszellen lang, in den Rillen zwischen den Spaltöffnungen kürzer. Sämmtliche Zellen, auch die der Spaltöffnungen sind an ihren Aussenwänden stark verkieselt, sehr häufig zeigen sie auf der Aussenfläche Protuberanzen von mannigfaltiger Form, die ebenfalls und zwar besonders stark verkieselt sind; diese Protuberanzen gleichen feinen Körnchen oder Buckeln, Rosetten, Ringen, Lappen, Querbändern, Zähnen und Stacheln; auf den Schliesszellen finden sich derartige Prominenzen meist in Form von Leisten, rechtwinkelig zum Porus verlaufend. Die Schliesszellen werden gewöhnlich von den benachbarten Epidermiszellen theilweise überragt. Die fertige Spaltöffnung erscheint aus zwei Paar über einander liegender Schliesszellen gebildet; nach Strasburger entstehen diese vier Zellen aus einer Epidermiszelle und liegen anfangs in einer Querreihe neben einander; erst später werden die beiden inneren (die eigentlichen Schliesszellen) von den beiden äusseren, die stärker wachsen, einwärts gedrückt und von ihnen überragt. — Unter der Epidermis sowohl der Rhizome als aufrechten Stämme und Belaubungssprosse derselben sind (mit Ausnahme der hinfälligen Fruchtträger) Stränge oder Schichten fester, dickwandiger Zellen (hypodermale Gewebe) bei den Equiseten allgemein verbreitet; in den Rhizomen bilden sie eine continuirliche mehrschichtige Lage braunwandigen Sclerenchyms, in den oberirdischen Internodien sind sie farblos und vorzugsweise in den vorspringenden Riefen stark entwickelt.

Das Grundgewebe der Internodien besteht der Hauptmasse nach aus einem farblosen, dünnwandigen Parenchym, welches in den Rhizomen, hinfälligen Fruchtträgern (und dem farblosen sterilen Stamme von E. Telmateja) allein vorkommt; die grüne Färbung der

übrigen Sprosse wird bewirkt durch 1—3schichtige Lagen chlorophyllhaltigen Parenchyms, dessen Zellen quer liegen.) Dieses grüne Gewebe liegt vorzugsweise innerhalb der Rillen, entsprechend den Spaltöffnungen an der Oberfläche derselben, und bildet auf dem Querschnitt meist bandartige, aussen concave Figuren; in den dünnen Belaubungszweigen, wo die Riefen zuweilen einen sternförmigen Umriss des Querschnittes bewirken (arvense), überwiegt das chlorophyllhaltige Gewebe. — Die Lacunen, welche mit den Rillen auf denselben Radien liegen, entstehen im Grundgewebe durch Auseinanderweichen, zum Theil durch Zerreissungen der Zellen, sie können in den dünnen Belaubungszweigen fehlen.

Die Fibrovasalstränge sind auf dem Querschnitt der Internodien ähnlich wie bei den Dicotylen in einen Kreis gestellt, je einer auf demselben Radius mit einer Riefe der Oberfläche, zwischen den Lacunen der Rinde, oder der Axe näher liegend. In der Spindel des Fruchtstandes, wo die Diaphragmen fehlen, verlaufen sie ebenso und biegen in die Stiele der Schilder einzeln (wie in die Blattzipfel) aus. Die Stränge eines Sprosses sind unter einander sämmtlich parallel, jeder Strang entsteht aus der Verschmelzung zweier Schenkel, einer derselben gehört der Blattscheide an und bildet sich in der Mittellinie eines Zahnes derselben von unten nach oben, der andere Schenkel bildet sich im Internodium selbst von oben nach unten; an dem Winkel, wo beide Schenkel zusammentreffen, beginnt in beiden die Gefässbildung, um in den entgegengesetzten Richtungen fortzuschreiten; das untere Ende jeden Stranges geht durch zwei seitliche Commissuren zu den beiden nächsten mit ihm alternirenden Bündeln des nächst unteren Internodiums, die Equiseten haben also ausschliesslich »gemeinsame« Stränge. — Im Querschnitt ähneln dieselben den Fibrovasalsträngen der Monocotylen, zumal der Gräser; die zuerst gebildeten, der axilen Seite angehörigen Ring-, Schrauben- oder netzartigen Gefässe, sammt den zartwandigen zwischen ihnen liegenden Zellen werden später zerstört, an ihrer Stelle bleibt eine den Fibrovasalstrang auf seiner axilen Seite durchziehende Lacune übrig; rechts und links von dieser, nach aussen hin liegen einige nicht sehr weite netzartig verdickte Gefässe; radial nach aussen, vor der Lacune, liegt der Phloëmtheil des Stranges, aus einigen weiten Siebröhren und engen Cambiformzellen, an der Peripherie aus einigen dickwandigen, engen, bastähnlichen Zellen gebildet. Zuweilen sind die einzelnen Stränge von Strangscheiden umhüllt (E. limosum), vorherrschend ist aber die Existenz einschichtiger, gemeinsamer Pleromscheiden, welche den ganzen Bündelkreis auf der Aussenseite umlaufen, wie bei den meisten Phanerogamen.

Klasse VIII.

## Die Filicineen.

Gemeinsam ist allen hier unter dem Namen der Filicineen zusammengefassten Pflanzen, im Gegensatz zu den Equiseten und Dichotomen, die Ausgiebigkeit und Vollkommenheit der Blattbildung; im Verhältniss zum Stamm haben die Blätter immer eine beträchtliche Grösse, ihre äussere wie ihre anatomische Gliederung ist im Vergleich mit der der Equiseten und Dichotomen sehr vollkommen; während bei jenen die ganze äussere Gestalt durch die Gliederung und Verzweigung des Stammes bestimmt wird, die wichtigsten physiologischen Verrichtungen ihm übertragen sind, ist der Stamm der Filicineen wesentlich nur der Träger der Blätter und Wurzeln; sein Längenwachsthum ist träg, häufig kommt es nicht einmal zur Bildung von Internodien, die Blätter dagegen sind durch ein kräftiges, lange dauerndes, zuweilen unbegrenztes Scheitelwachsthum ausgezeichnet; ebenso ist die Neigung des Filicineenstammes, sich zu verzweigen, sehr gering, bei ganzen Abtheilungen bleibt er immer einfach und nicht selten wird auch die Bildung neuer Knospen durch die Blätter vermittelt, deren Neigung zur Verzweigung sich in den mannigfaltigsten Formen der Fiederung, dichotomischen

Spaltung und Lappenbildung ausspricht. Bei den Equiseten und Dichotomen wird der Stamm gewöhnlich in Mitleidenschaft gezogen, wenn es sich um die Bildung von Fruchtständen handelt: diese erscheinen bei den Equiseten immer, bei den Dichotomen gewöhnlich als gipfelständige Sporangienähren, welche das Längenwachsthum der betreffenden Zweige abschliessen: bei den Filicineen kommt so etwas niemals vor; die Arbeit der Fortpflanzung fällt den Blättern ganz allein zu, der Stamm wird nicht einmal secundär in Mitleidenschaft gezogen; der Grösse der Blätter entsprechend werden gewöhnlich sehr zahlreiche Sporangien an einem derselben erzeugt, während die kleinen Fruchtblätter der Equiseten nur wenige, die der Dichotomen nur je eines bilden. Sehr mannigfaltig ist die Art und Weise, wie die Sporangien an den Blättern der Filicineen angelegt werden: von den ganz im Inneren des Blattgewebes sich ausbildenden der Ophioglosseen bis zu denen der Polypodiaceen, welche als langgestielte Kapseln aus einzelnen Epidermiszellen hervorgehen, finden sich die verschiedensten Uebergangsformen bei den anderen Ordnungen und Familien; früher schien es, als ob nur die Ophioglosseen ihre Sporangien nicht als metamorphosirte Trichome bilden, und es schien gerechtfertigt, sie deshalb als eine besondere Klasse neben die anderen Farne zu stellen; jetzt kennt man dagegen auch bei diesen die Sporangienbildung, wenn auch noch sehr unvollständig, so doch hinreichend, um jene anscheinende Kluft zwischen ihnen und den Ophioglosseen auszufüllen: die Marattiaceen, Osmundaceen und Schizaeaceen stellen den Zusammenhang zwischen den Ophioglosseen und Polypodiaceen wieder her; anderseits zeigt sich, dass die früher von den Farnen abgetrennten Rhizocarpeen durch die Art ihrer Fruchtbildung, zumal bei den Salviniaceen sich ebenfalls den ächten Farnen nahe genug anschliessen, um gleich jenen als Zweige desselben Stammbaumes gelten zu können, aus welchem die Hymenophyllaceen und Polypodiaceen hervorgegangen sind. Sehr unbequem ist für die kurze Darstellung der Verwandtschaften innerhalb dieser Klasse der Umstand, dass eine ganze Reihe von Farnen, die Osmundaceen, Schizaeaceen, Gleicheniaceen nach morphologischen Gesichtspuncten noch kaum bearbeitet worden sind; unsere Bekanntschaft mit diesen Pflanzen ist beinahe so oberflächlich, wie sie die Diagnostik der Systematiker überall allein anstrebt; hier bleibt denen, welche über das seltene Material verfügen und die nöthige morphologische Bildung besitzen, noch viel zu thun; wir aber müssen uns darauf beschränken, das wirklich Bekannte kurz zusammenzufassen, die wenig bekannten Formen aber nebenbei, an den passend scheinenden Orten zu erwähnen.

## Ordnung I Stipulatae.

Unter diesem Namen fasse ich zunächst die Ophioglosseen und Marattiaceen zusammen, indem ich dabei die eigenthümliche Stipularbildung nur für die Namengebung in den Vordergrund stelle, denn die Verwandtschaft beider Familien scheint auch durch wichtige andere Merkmale gerechtfertigt. Die Keimung und Prothalliumbildung der Marattiaceen ist allerdings noch zu wenig bekannt, um mit der der Ophioglosseen verglichen zu werden, doch steht, wie es scheint, so viel fest, dass sie gleich jenen monoecische, selbständig lebende Prothallien bilden; dass die der Ophioglosseen unterirdisch, die der Marattiaceen, wie es scheint, oberirdisch sind, kann wohl als eine physiologische Differenz von geringer morphologischer Bedeutung gelten. Der Stamm der zweiten Generation ist durch sein

äusserst geringes Längenwachsthum, den Mangel der Internodienbildung und Verzweigung, durch die vollständige Bedeckung seiner Oberfläche mit Blattinsertionen, wie durch die dicht unter seinem Scheitel erfolgende acropetale Wurzelbildung in beiden Familien ausgezeichnet. Die ganz fehlende oder doch mangelhafte Bildung von Strangscheiden und von braunwandigem Sclerenchym im Grundgewebe des Stammes und der Blätter unterscheidet sie von den ächten Farnen, von denen sich die Ophioglosseen wohl am weitesten entfernen, durch ihre ganz im Inneren des Blattgewebes stattfindende Sporangienbildung: in dieser Beziehung aber stellen sich die Marattiaceen vermittelnd zwischen sie und manche ächte Farne; zur Bildung ihrer Sporangien werden zwar auch ganze Gewebegruppen verwendet, welche Epidermis und tiefere Schichten umfassen: aber diese Gewebekörper treten frühzeitig über die Blattfläche hervor und erzeugen Sporangien, welche ganz ausserhalb der letzteren liegen, dem Receptaculum nur mit schmaler Basis aufsitzen: sie können recht wohl als Emergenzen des Blattgewebes bezeichnet werden.

Ob sich die Osmundaceen diesen beiden Familien als wirkliche Verwandte anschliessen, ist noch fraglich. wenn auch nicht ganz unwahrscheinlich: ihre Blattstiele tragen am Grunde seitliche flügelartige, häutige Anhängsel, die man wohl als Stipulae bezeichnen kann, die aber doch von den so merkwürdigen Stipulargebilden der Marattiaceen und Ophioglosseen sehr verschieden sind: auch ist der mit Wurzeln dicht bedeckte Stamm nicht aufrecht. wie bei diesen; ob die ziemlich zahlreichen Seitensprosse aus ihm selbst oder aus Blattstielen entspringen, ungewiss. Eher liesse sich eine nähere Verwandtschaft aus den Fruchtständen erschliessen, welche an die rispenförmigen Sporangienstände der Botrychien erinnern und an denen die Sporangien selbst vielleicht in ähnlicher Weise. wie dort entstehen, worauf auch der Umstand hinweist, dass die fertilen Blattzweige gar keine Mesophyllflächen entwickeln. In dieser Beziehung aber verhalten sich die Schizaeaceen ganz ähnlich, die wieder in anderen Merkmalen von den Stipulaten, zumal auch durch den gänzlichen Mangel der Stipulae abweichen.

Obgleich die Verwandtschaft der Ophioglosseen mit den Marattiaceen deutlich genug ist, scheint es doch gerathen, jeder Familie eine gesonderte Darstellung zu widmen.

**Familie 1. Ophioglosseen**[1]. 1) G e s c h l e c h t s g e n e r a t i o n. Das Prothallium ist bis jetzt nur bei Ophioglossum pedunculosum und bei Botrychium Lunaria bekannt; in beiden Fällen entwickelt es sich unterirdisch, ist es chlorophyllfrei und stellt einen parenchymatischen Gewebekörper dar, der bei der erstgenannten Art nach Mettenius zuerst die Form eines kleinen runden Knöllchens besitzt, aus welchem später ein cylindrisch wurmförmiger, unterirdisch aufrecht wachsender Spross sich entwickelt, der sich nur selten spärlich verzweigt und an der Spitze durch eine Scheitelzelle fortwächst: wenn das Ende über den Boden hervortritt und ergrünt, so wird es lappig und hört auf zu wachsen: das Gewebe dieses Prothalliums ist in einen axilen Strang von gestreckteren und eine Rinde von kürzeren Parenchymzellen differenzirt, die Oberfläche mit Wurzelhaaren bekleidet: bei einem Querdurchmesser von $\frac{1}{2}$—$1\frac{1}{2}$ Linien erreicht es

1) Mettenius: Filices horti botanici Lipsiensis. Leipzig 1856. p. 119. — Hofmeister: Abhandl. d. königl. Sächs. Ges. d. Wiss. 1857. p. 657. — Russow: vergleich. Unters. Petersburg 1872. p. 117 ff.

eine Länge von zwei Linien bis zu zwei Zollen. — Das Prothallium von Botrychium Lunaria ist nach Hofmeister eine eiförmige Masse festen Zellgewebes, deren grösster Durchmesser nicht über eine halbe Linie, oft noch viel weniger beträgt (Fig. 287 A); aussen lichtbraun, innen gelblich weiss, allseitig mit spärlichen, mässig langen Wurzelhaaren besetzt. — Diese Prothallien sind monoecisch, jedes erzeugt zahlreiche Antheridien und Archegonien, die über seine ganze Oberfläche ziemlich gleichmässig vertheilt sind, bei O. ped. mit Ausnahme des primären Knöllchens; bei Botrychium trägt die der Bodenoberfläche zugekehrte Oberseite vorzugsweise Antheridien. —

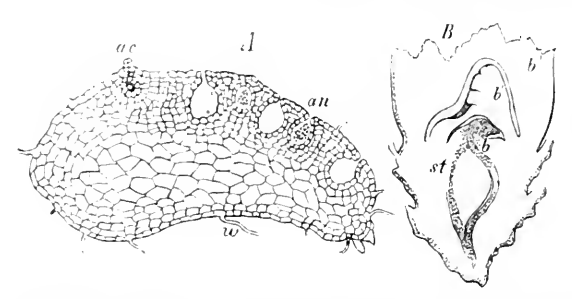



Fig. 287. Botrychium Lunaria: A Prothallium im Längsschnitt (50), *ac* ein Archegonium, *an* Antheridien; *w* Wurzelhaare. — *B* Längsschnitt des unteren Theils einer im September ausgegrabenen jungen Pflanze (20); *st* Stamm, *b*, *b'*, *b''* Blätter (nach Hofmeister).

Die Antheridien sind Höhlungen in dem Gewebe des Prothalliums, äusserlich von wenigen Zellschichten bedeckt und bei Ophioglossum nur wenig vorgewölbt; hier gehen die Mutterzellen der Spermatozoiden aus einer bis zwei Zellen des inneren Gewebes (von einer bis zwei Zelllagen aussen bedeckt) durch wiederholte Theilungen hervor; sie bilden eine die Deckschichten nach unten wenig vortreibende Gewebemasse rundlichen Umfangs und erzeugen, wie bei Botrychium, die Spermatozoiden, die denen der Polypodiaceen ähnlich geformt, aber grösser sind, sie treten durch eine enge Oeffnung der Antheridiumdecke heraus. — Die Archegonien scheinen sich in ähnlicher Weise wie die der anderen Gefäss-

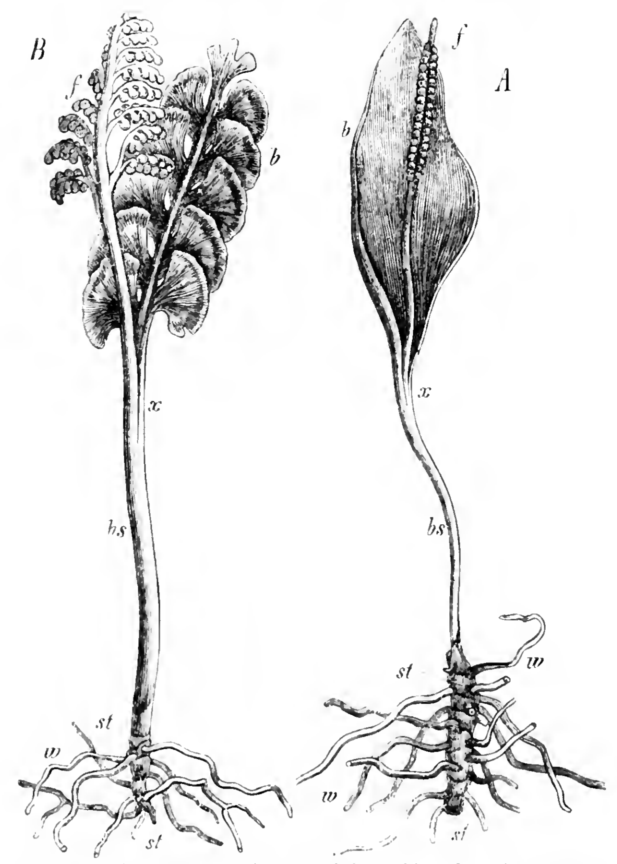


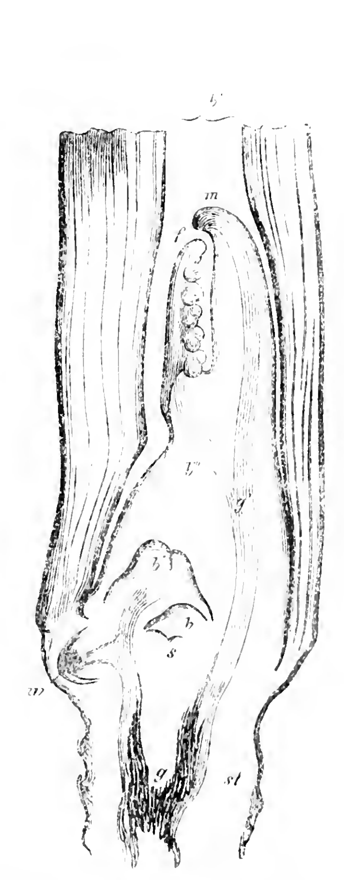

Fig. 288. A Ophioglossum vulgatum; *B* Botrychium Lunaria, beide in natürl. Gr. *w* Wurzeln, *st* Stamm, *bs* Blattstiel, *x* die Stelle der Verzweigung des Blattes, wo die sterile Lamina *b* von der fertilen *f* sich trennt.

kryptogamen zu entwickeln; Mettenius sah bei Ophioglossum Zustände, wo dieselben aus zwei Zellen, einer oberflächlichen und einer darunter liegenden, bestanden; diese wird nach ihm zur Centralzelle, jene liefert den Halstheil des Archegoniums, indem sie zunächst vier kreuzweise gelagerte Deckzellen der Centralzelle bildet, die dann durch weitere Theilungen in vier verticale Reihen von je zwei oder mehr Zellen sich umbilden und so den Hals darstellen. Die die Centralzelle umgebende Bauchwand wird durch Theilungen der sie umgebenden Gewebezellen des Prothalliums gebildet. Der Bauch ist also auch hier vollständig eingesenkt, und nur der meist sehr kurze Hals tritt über die Oberfläche hervor. Bei Ophioglossum dringt nach Mettenius ein Fortsatz des Keimbläschens (also eine Canalzelle wie bei den anderen Gefässkryptogamen) in den unteren Theil des Halses ein.

2) Sporenbildende Generation. Die ersten Theilungen der Eizelle sind nicht bekannt; die Orientirung des Embryo aber weicht, wie aus vorgerückteren Zuständen geschlossen wird, von der der Farne ab; Mettenius sagt, bei Ophioglossum pedunculosum wachse das der Prothalliumspitze zugekehrte Ende des Embryo zum ersten Blatte aus, das entgegengesetzte Ende liefere die erste Wurzel; abweichend von den Farnen sei die concave Oberseite des ersten Blattes dem Hals des Archegoniums zugewendet; auf der dem Grunde des Archegoniums zugekehrten Seite des Embryo liege aber trotzdem die Anlage des Stammes (die Mettenius als »ursprüngliche Anlage des Embryo« bezeichnet): diesen Angaben gegenüber giebt Hofmeister für Botrychium an: »Die Lage des Embryo, zum Prothallium weicht weit ab von der bei Polypodiaceen und Rhizocarpeen vorkommenden: Botrychium schliesst in dieser Beziehung sich an diejenigen Gefässkryptogamen an, deren Prothallium, gleich dem der Ophioglosseen, chlorophylllos ist (Isoëtes, Selaginella). Der Vegetationspunct des Embryo liegt nahe dem Scheitelpuncte der Centralzelle des Archegoniums; die ersten Wurzeln entstehen unter ihm, nach dem Grunde des Archegoniums hin«.

Die Wachsthumsverhältnisse der entwickelten Pflanze sind noch nicht mit der Sicherheit wie bei anderen Gefässkryptogamen ermittelt. Bei Ophioglossum sowohl wie bei Botrychium scheint der tief in der Erde verborgene aufrechte Stamm, der sehr langsam in die Länge wächst, sich niemals zu verzweigen: auch an den verhältnissmässig dicken Wurzeln kommen nur selten Verzweigungen vor, von denen es noch unbekannt ist, ob sie monopodial oder dichotomisch angelegt werden. — Das flache, von den Blattinsertionen umwallte Stammende ist tief in den Blattscheiden verborgen und zeigt bei Oph. vulgatum nach Hofmeister eine von oben gesehen dreiseitige Scheitelzelle. Die Blätter haben eine scheidenförmige Basis, und jedes jüngere ist in dem nächst älteren völlig eingeschlossen, wie Fig. 289 für Botrychium zeigt; bei Ophioglossum werden die räumlichen Verhältnisse am Stammende noch complicirter dadurch, dass schon frühzeitig aus den einander einschachtelnden Blattanlagen Stipulargebilde hervorgehen, die unter einander so verwachsen, dass jedes Blatt in eine Art Kammer eingeschlossen erscheint, die durch Verwachsung der Stipulartheile verschieden alter Blätter zu Stande kommt, was an ähnliche Verhältnisse bei Marattia erinnert. Diese Verwachsungen sind aber derart, dass am Scheitel jeder Kammer eine freie Oeffnung übrig bleibt; der Scheitel des Stammes ist daher durch einen engen Canal mit der Atmosphäre im Contact (Hofmeister).

Sobald die Pflanze ein gewisses Alter erreicht hat, trägt jedes Blatt einen Sporangienstand, der eine der axilen Seite des Blattes entspriessende Verzweigung desselben darstellt. Bei der Gattung Ophioglossum ist sowohl der äussere sterile, als auch der fertile Zweig des Blattes gewöhnlich unverzweigt; bei dem brasilianischen Oph. palmatum ist die Blattspreite jedoch dichotomisch gelappt, während aus ihrem in den Stiel übergehenden Rande beiderseits mehrere fertile Lappen (Sporangienähren) entspringen. Bei der Gattung Botrychium sind beide Theile wieder in parallelen Ebenen verzweigt (Fig. 288, *A* und *B*). Die frühere



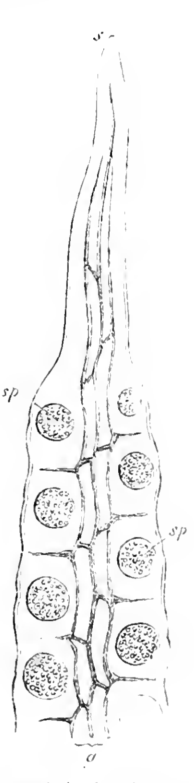




Fig. 290. Längsschnitt des oberen Theils der fertilen Lamina von Ophioglossum vulgatum: *s* deren freie Spitze, *sp* die Sporangienhohlungen, bei *r* die Stelle, wo diese quer aufreissen; *g g g* die Fibrovasalstränge (etwa 10mal vergr.).

Fig. 289. Längsschnitt durch den unteren Theil einer entwickelten Pflanze von Botrychium Lunaria: *st* Stamm, *g g'* die Fibrovasalstränge, *w* eine junge Wurzel, *s* Stammscheitel: *b*, *b'*, *b''*, *b'''* die vorhandenen vier Blätter, *b'''* in diesem Jahre entfaltet; *b''* zeigt die erste Andeutung der Verzweigung des Blattes, in *b'* ist diese schon weit vorgeschritten; *m* ist der Medianus der sterilen Lamina, die rechts und links schon ihre hier nicht sichtbaren Lacinien besitzt, *f* ist die fertile Lamina mit den jungen Auszweigungen, an denen die Sporangien sich bilden werden. (Ungef. 10mal vergr.).

Annahme einer Verwachsung der beiden Blattstiele eines fertilen und eines sterilen Blattes wird durch die Entwickelungsgeschichte (Fig. 289) sofort beseitigt; vielmehr zeigt die Entwickelung, wie Hofmeister zuerst nachwies, dass der Sporangienstand auf der Innenseite des Blattes hervorsprosst. Im entwickelten Zustand trennt sich der fertile Blattzweig von dem sterilen (grünen) entweder an dessen

Laminarbasis ab, oder er entspringt aus der Mitte der Lamina (O. pendulum), oder die beiden Zweige des Blattes erscheinen bis tief hinab zur Insertion getrennt (O. Bergianum), oder endlich der Sporangienstand entspringt aus der Mitte des Blattstiels (Botrychium rutaefolium und dissectum).

Die Sporangien der Ophioglosseen sind von denen der Farne und Rhizocarpeen so verschieden, dass sie schon deshalb in keine dieser Ordnungen eingereiht werden können: sie entstehen ganz im Innern des Blattgewebes in Form von rundlichen Zellennestern, welche sich von dem umliegenden Gewebe differenziren; es wird so eine mehrschichtige Sporangiumwand gebildet, deren äussere Begrenzung die Epidermis des fertilen Blattes selbst darstellt, während ein anfangs wenigzelliger Gewebecomplex im Centrum die Urmutterzellen der Sporen enthält, die also nicht aus einer Centralzelle, wie bei den Farnen und Rhizocarpeen hervorgehen. Nachdem ich auf diese wichtige Differenz aufmerksam gemacht hatte (vergl. die ersten drei Aufl.), ist die Entwickelung der Sporangien der Ophioglosseen von Russow weiter verfolgt und meine Angabe bestätigt worden. — Ein Längsschnitt durch die unreife sogen. Aehre von O. vulgatum (Fig. 290) zeigt, dass die äussere Wandungsschicht der Sporangien eine continuirliche, mit Spaltöffnungen besetzte Fortsetzung der Epidermis ist, die den ganzen fertilen Blattzweig überzieht: an den Stellen, wo später der seitliche Querriss an jedem Sporangium entsteht, sind diese Epidermiszellen radial gestreckt, und die ganze Schicht liegt in einer (anfangs kaum merklichen) Einkerbung. Die kugeligen Höhlungen, welche die Sporenmasse enthalten, sind dem Gewebe des Organs eingebettet, überall von dem Parenchym desselben umgeben: dieses ist auch auf der Aussenseite, wo später der Querriss entsteht, in einigen Schichten vorhanden: der mittlere Theil des Parenchyms ist von Fibrovasalsträngen durchlaufen, die unter sich in langen Maschen anastomosiren und zwischen je zwei Sporangienhöhlen ein Bündel quer aussenden. — Bei Botrychium sind diese Verhältnisse ähnlich, wenn man die einzelnen sporangientragenden Zweige der Rispe mit der Aehre der Ophioglosseen vergleicht: an ihnen sitzen die Sporangien ebenso wie hier zweireihig und alternirend, nur treten sie mehr kugelig hervor, weil das Gewebe des Trägers zwischen je zwei Sporangien mehr zurückweicht. — Die Sporen entstehen zu je vier aus einer Mutterzelle, die sich nach angedeuteter Zweitheilung in vier tetraëdrische, von weicher Haut (den sogen. Specialmutterzellen) umschlossene Kammern theilt, in deren jeder das Protoplasma sich mit einer neuen festeren Haut, der eigentlichen Sporenhaut, umgiebt, worauf die erwähnten Kammerwände sich auflösen und die Sporen frei werden. (An Spiritusexemplaren findet man die jungen, noch zu je vier zusammenhängenden Sporen beider Gattungen in einer farblosen, körnigen, geronnenen Gallertmasse eingebettet, die offenbar im Leben der Flüssigkeit gleicht, in welcher die Sporen der übrigen Gefässkryptogamen vor der Reife schwimmen: die Sporen sind tetraëdrisch, bei Botrychium schon in der Jugend mit knopfartigen Vorsprüngen auf dem cuticularisirten Exosporium.

Unter den Gewebeformen der Ophioglosseen ist das parenchymatische Grundgewebe vorherrschend; es besteht zumal im Blattstiel aus langen, fast cylindrischen, dünnwandigen, saftreichen Zellen mit geraden Querwänden und grossen Intercellularräumen; in der Lamina sind die letzteren bei Oph. vulgatum sehr gross, das Gewebe schwammig. Das Hautgewebe bei Ophioglossum vulgatum und Botrychium Lunaria besitzt nirgends

hypodermale Schichten, eine wohl ausgebildete Epidermis mit zahlreichen Spaltöffnungen auf der Ober- und Unterseite der Blätter überzieht unmittelbar die äusseren Schichten des Grundgewebes; am Umfang des Stammes bilden sich Korkschichten. — Die Fibrovasalstränge von Ophioglossum vulgatum bilden im Stamm, an welchem die Blätter nach $^{2}/_{5}$ spiralig geordnet sind, nach Hofmeister ein hohlcylindrisches Netz, von dessen Maschen je eine einem Blatte entspricht und diesem die Blattstränge aus ihrem Scheitelwinkel abgiebt; häufig wandelt sich das ganze die Maschen des Netzes erfüllende Gewebe in leiterförmige Gefässe um, so dass dann der Stamm auf beträchtliche Strecken einen geschlossenen Hohl-Cylinder von solchen zeigt, oder es geschieht dies nur auf einer Seite. Der Blattstiel wird von 5—8 dünnen Strängen durchlaufen, die auf dem Querschnitt in einen Kreis geordnet sind und zwischen denen das Grundgewebe weitere Lacunen bildet; jeder dieser Stränge hat auf seiner axilen Seite ein starkes Bündel von netzartig verdickten engen Gefässen, von denen auf der peripherischen Seite ein breites Bündel von Weichbast (Phloëm) liegt; in der sterilen Lamina verzweigen sich die dünnen Stränge vielfach und anastomosiren, ein Netz mit zahlreichen Maschen bildend; sie verlaufen im chlorophyllhaltigen Mesophyll, ohne vorspringende Nerven zu bilden. — Der dünne Stamm von Botrychium Lunaria verhält sich dem vorigen ähnlich, seine Gefässstränge scheinen nur die unteren Enden der Blattstränge zu sein (vergl. Fig. 289), die sich im Stamm in einen Kreis ordnen und so ein fibrovasales Rohr darstellen, welches aus zahlreichen Holzbündeln, umgeben von einer gemeinsamen Phloemhülle, besteht; in jeden Blattstiel, der unten eine conische, oben obliterirende Höhlung besitzt, treten zwei breite, bandartige Stränge ein, die sich oben, unter der Theilung des Blattes in die fertile und sterile Lamina, in vier schmälere Stränge spalten; jeder dieser Stränge besteht aus einem axilen breiten Bündel von Tracheïden (leiterförmig oder netzartig verdickt), welches von einer dicken Phloemschicht rings umscheidet ist; diese Schicht zeigt eine innere Lage von engen Cambiformzellen, während die Peripherie von dickwandigem, weichem, bastähnlichem Prosenchym gebildet wird (ähnlich wie bei Pteris und anderen Farnen); in den Lacinien der sterilen Lamina spalten sich die Stränge wiederholt dichotomisch und verlaufen, ohne vorspringende Nerven zu bilden, mitten im Mesophyll. Das Grundgewebe bildet im Umfang der Fibrovasalstränge der Blätter keine (Ophioglossum) oder nur aus collenchymatischen Schichten bestehende Strangscheiden (Botrychium); die sonst gewöhnliche, mit welligen Seitenwänden versehene Schicht scheint zu fehlen; nach Russow ist dagegen der aus den absteigenden Blattbündeln bestehende Fibrovasalkörper im Stamm von Botrychium mit einer solchen Schicht (Pleromscheide) umhüllt. Nach ihm soll der Fibrovasalkörper im Stamm von Botrychium ein nachträgliches, wenn auch wenig ausgiebiges Dickenwachsthum zeigen. Im Blattstiel von Ophioglossum finde ich die dünnen Stränge, wie Russow angiebt, mit collateralem Phloem und Xylem, in dem von Botrychium aber das centrale Xylem von Phloem allseitig umgeben, wie Russow auch richtig abbildet.

Die Wurzeln lassen nach Russow eine Scheitelzelle nicht erkennen; sie verzweigen sich nur selten und vielleicht ist ihre Verzweigung dichotomisch; darauf würde auch die Lagerung des Phloems und Xylems im Fibrovasalkörper, der von einer Pleromscheide umgeben ist, hindeuten.

H a b i t u s  u n d  L e b e n s w e i s e. Die Zahl der jährlich zum Vorschein kommenden Blätter ist gering und für die Species constant: so entfaltet Ophioglossum vulgatum und Botrychium Lunaria jährlich nur ein einziges Blatt, Botrychium rutaefolium jährlich zwei, ein steriles und ein fertiles; Ophioglossum pedunculosum entfaltet jährlich 2—4 Blätter (Mettenius). Auffallend ist die ungemein langsame Entwickelung der Blätter; bei Botrychium Lunaria braucht jedes vier Jahre, von denen es die drei ersten unterirdisch zubringt, im zweiten werden die beiden Zweige (die sterile und die fertile Lamina) angelegt, im dritten weiter ausgebildet, im vierten kommen sie erst über die Erde empor (Fig. 289), es erinnert dies an die langsame Blattbildung von Pteris aquilina; ähnlich ist es bei Ophioglossum vulgatum, die Sporangien werden bei beiden Gattungen ein volles Jahr vor ihrer Reife angelegt. — V e g e t a t i v e  P r o p a g a t i o n findet bei Ophioglossum durch Adventivknospen aus den

Wurzeln statt; Ophioglossum pedunculosum ist insofern monocarpisch, als es nach Production fertiler Blätter in der Regel abstirbt, es erhält sich aber perennirend durch die Wurzelknospen (Hofmeister). — Die meisten Arten werden nur, von der Stammbasis bis zur Blattspitze gerechnet, 5—6 Zoll hoch, einzelne fusshoch, Botrychium lanuginosum in Indien soll nach Milde drei Fuss hoch werden, das Blatt ist hier drei- bis vierfach gefiedert, der Stiel enthält 10—17 Bündel.

**Familie 2. Marattiaceen**[1]). 1) Geschlechtsgeneration. Ueber die Entwickelung des Prothalliums ist noch wenig bekannt; Luerssen fand, dass von den sehr verschieden geformten (oft nierenförmigen) Sporen, welche neben einander in demselben Sporangium vorkommen, nur die tetraëdrischen keimfähig sind. Die Keimung derselben ist sehr langwierig und wurde bis zur Bildung einer ein- oder mehrschichtigen Gewebeplatte von elliptischem Umriss verfolgt; aus einer der Randzellen schien sich eine Scheitelzelle zu constituiren, die ersten Wurzelhaare kamen erst nach 15 Wochen an dem bereits mehrzelligen Prothallium zum Vorschein. Demnach scheint es dem der ächten Farne ähnlich oberirdisch und flächig ausgebreitet. Antheridien und Archegonien sind noch unbekannt.

2) Die zweite Generation oder die sporenbildende Pflanze, deren Keimungszustände noch unbekannt sind, hat im erwachsenen Zustand den Habitus eines Farnkrauts: aus einem, meist aufrechten, kurzen, dicken, knollenförmigen Stamm entspringen dichtgedrängt die spiralig geordneten, sehr grossen, langgestielten Blätter mit meist pinnatifider, zuweilen palmatifider Lamina; die Aehnlichkeit mit den ächten Farnen wird besonders dadurch erhöht, dass die Blätter aus spiralig nach vorn eingerollter Knospenlage sich langsam von unten nach oben entrollen.

Der Stamm von Marattia, Angiopteris, Danaea wiederholt im Grossen die Wachsthumsverhältnisse des Ophioglosseenstammes; er wächst aufrecht, ohne je eine beträchtliche Höhe zu erreichen; zum Theil in der Erde verborgen stellt er einen knolligen Körper dar, dessen Oberfläche ganz mit Blattgebilden bedeckt ist, dem eine eigene freie Oberfläche ganz fehlt; bei manchen Arten bleibt dieser Knollstock ziemlich klein, bei den grossen Marattien und Angiopteris evecta kann er bei sehr beträchtlichem Umfang 1—2 Fuss hoch werden. Der Stamm von Kaulfussia assamica ist nach de Vriese ein unterirdisch kriechendes bilaterales Rhizom, welches auf der Oberseite die Blätter, auf der Unterseite die Wurzeln trägt. — Verzweigung scheint am Stamm der Marattiaceen, wie an dem der Ophioglosseen (und Isoëten) niemals vorzukommen. Die untere ältere Region des Stammes ist mit den Basalportionen der älteren Blattstiele bedeckt, welche die Stipulae tragen und von denen die hier mit grossen Gelenkpolstern versehenen Stiele sich bereits glatt abgetrennt haben, eine von der Stipula umrandete glatte, breite Narbenfläche zurücklassend (Fig. 291 *n*); am oberen Theil des Stammes bilden die noch lebenden Blätter eine mächtige Rosette, in deren Mitte die aus ziemlich zahlreichen jungen Blättern jedes Alters bestehende Knospe liegt (*b*, *n b*). Die in der Knospenlage nach vorn spiralig eingerollten Blätter sind von den Sti-

1) De Vriese et Harting: Monographie des Maratt. Leide et Düsseldorf 1853. — Lürssen: Mittheilg. aus dem Gesammtgebiet der Bot. Bd. I. Heft 3, 1872. — Derselbe: bot. Zeitg. 1872, p. 768 und 1873 p. 625. — Russow: vergl Unters. 1872, p. 105. — Einiges im Text über die Sporangienbildung Gesagte nach Abbildungen und briefl. Mitth. von Prof. Tschistiakoff.

pulis bis zu der Zeit, wo die Streckung des Stiels und die Entfaltung der Lamina beginnt, ganz umhüllt. Jedes zu einem Blattstiel gehörige Stipelpaar bildet nämlich, wie aus Fig. 291 *A* und *B* erhellt, eine vordere und eine hintere Kammer, die durch eine Längswand (Commissur) von einander getrennt sind: in der hinteren Kammer liegt das eingerollte Blatt, dem die Stipula selbst gehört, deren beide hintere Flügel über ihm zusammengeschlagen sind; die von den vorderen Flügeln der Stipula gebildete Kammer dagegen umhüllt den Complex aller jüngeren Blätter. So ist es bei Angiopteris und nach Herbarienexemplaren auch bei Danaea, ebenso nach Abbildungen bei Marattia; die Darstellung der Stipulae von Harting ist durchaus unrichtig. Diese eigenthümlichen Stipulae bleiben nun nicht blos während der Lebensdauer der entfalteten Blätter, sondern auch nach dem Abfallen derselben frisch, saftig und aus ihnen können sogar Adventivknospen entstehen.




Fig. 291 *A*. senkrechter Längsschnitt des Stammes einer jungen Angiopteris evecta: oben die jungsten Blätter (*b*) noch ganz in die Nebenblätter *nb* eingewickelt; *sl* Stiel eines entfalteten Blattes mit seiner Stipula *nb*; *n* uberall die Blattnarben auf den Fussstucken *f f*, von denen die Blattstiele sich abgegliedert haben; *c c* die Commissuren der Stipulae im Längsschnitt; *w w* die Wurzeln (natürl. Grosse).

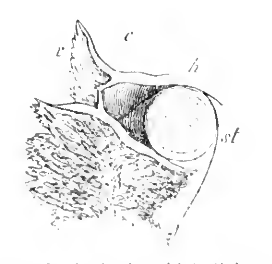



Fig. 291 *B*. Basis eines Blattstiels *st* mit der schief durchschnittenen Stipula, deren vordere Flugel mit *v*, deren hintere Flügel mit *h* bezeichnet sind; an der Grenze der Vorder- und Hinterflugel sind beide Nebenblätter durch eine Commissur *c* verbunden (natürl. Grosse).

Wie Fig. 291 *A* zeigt, entspringen die Wurzeln dicht unter dem Vegetationspunct im Stammgewebe, wie es scheint, wenigstens je eine an der Basis eines jungen Blattes; von hier aus wachsen sie schief abwärts durch das saftige Parenchym des Stammes und der älteren Basalportionen der Blätter, um endlich viel tiefer unten zwischen solchen oder aus einer Blattnarbe hervorzutreten. Die Wurzeln sind nicht so zahlreich wie bei den meisten ächten Farnen, von denen sie sich auch durch ihre helle Färbung, zartere Consistenz und beträchtliche Dicke unterscheiden, Eigenschaften, die sie mit denen der Ophioglosseen theilen. In die Erde eingedrungen verzweigen sie sich lebhaft und, wie es scheint, monopodial.

Die Blätter, welche bei den kleineren Arten 1—2, bei den grössten (Angiopteris) 5—10 Fuss Höhe erreichen, tragen auf einem langen sehr kräftigen, auf der Innenseite rinnigen Stiel die zusammengesetzte Lamina, die entweder einfach oder doppelt gefiedert, oder bei Kaulfussia) handförmig getheilt ist. Wie der Hauptstiel dem Basalstück, so sind die secundären Stiele jenem, die Foliola ihrer Rachis mit einem Gelenkwulst eingefügt, ähnlich wie bei den Leguminosen.

Von den ganz nackten Ophioglosseen unterscheiden sich die Marattiaceen durch eine immerhin im Vergleich mit den ächten Farnen spärliche Behaarung.

Die Sporangien der Marattiaceen entstehen auf der Unterseite gewöhnlicher, nicht weiter metamorphosirter Laubblätter in grosser Zahl; gleich denen der meisten ächten Farne sitzen sie auf den Blattnerven und zwar gewöhnlich zweireihige Sori bildend, welche die vom Mittelnerv zum Rand des Foliolums hinlaufenden Seitennerven ihrer ganzen Länge nach (Danaea) oder nur am Randtheil bedecken (Angiopteris, Marattia); bei Kaulfussia sitzen sie auf den dünnen Anastomosen zwischen jenen. Der Sorus sitzt auf einem polsterartigen Auswuchs des Nervengewebes (dem Receptaculum). — Nur bei Angiopteris sind die einzelnen Sporangien eines Sorus unter sich frei, nicht verwachsen, eiförmig, ungestielt und bei der Reife durch einen Längsriss auf der Innenseite sich öffnend, wie Fig. 292 *A* zeigt; denkt man sich die Sporangien jeder Längsreihe im Sorus verwachsen, die beiden Reihen mit ihren Innenseiten einander adhärirend oder selbst verschmolzen, so entsteht ein Gebilde, wie wir es bei Marattia Fig. 292 *B*, *C* vorfinden; ein Gebilde, welches man nur dann für ein zweireihig mehrfächeriges Sporangium halten dürfte, wenn die Entwickelungsgeschichte desselben allein entschiede, die Analogie mit Angiopteris aber ohne Bedeutung wäre; diese Analogie entscheidet offenbar, dass wir es bei Marattia nicht mit einem mehrfächerigen Sporangium, sondern mit einem Sorus zu thun haben, dessen einzelne Sporangien mit einander verschmolzen sind; sie öffnen sich wie bei Angiopteris auf ihrer Innenseite durch je einen Längsspalt; es ist für unsere Deutung von geringem Belang, dass das anscheinend mehrfächerige Sporangium, welches wir für einen verschmolzenen Sorus halten, bei Eupodium (Mar. Kaulfussii) auf einem Stiel (Receptaculum) von beträchtlicher Höhe sitzt, denn auch der Sorus mancher ächten Farne

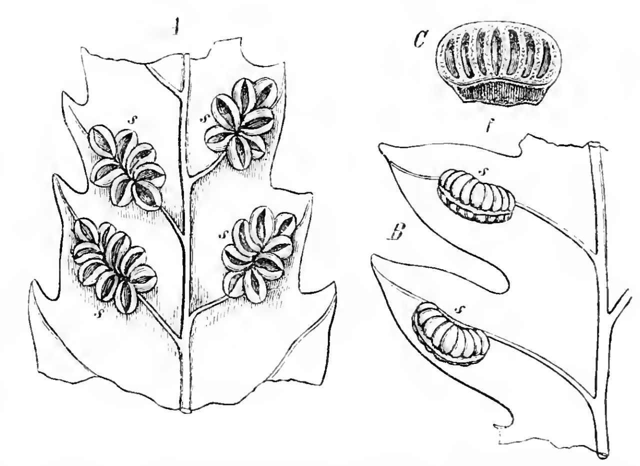



Fig. 292. *A* Unterseite des oberen Theils eines Foliolums von Angiopteris caudata mit den Sori *s s*. — *B* einige Zähne des Blattrandes von Marattia sp. mit den Sori *s s*. — *C* ein halber Sorus mit den geöffneten Sporangien (Fächern).

(Cyathea, Thyrsopteris) ist gestielt. Ist nun kaum zweifelhaft, dass die zweireihig vielfächerige Sporenfrucht von Marattia ein verschmolzener Sorus ist, so leuchtet dasselbe auch sofort für Kaulfussia und Danaea ein. Bei Kaulfussia

stehen die 8—20 Sporangien eines Sorus im Kreis geordnet und sind zu einem mehrfächerigen Kranz verschmolzen: auch sie öffnen sich auf der Innenseite durch je einen Längsriss. Etwas auffallender werden diese Verhältnisse bei Danaea, wo die verschmolzenen Sporangien zwei längere Reihen bilden, welche den sie tragenden Blattnerv seiner ganzen Länge nach bedecken, und wo jedes Fach (Sporangium) am Scheitel durch ein Loch sich öffnet. — Im Umkreis des Sorus stehen gewöhnlich flächige, gelappte Haare, welche eine Art Indusium bilden, das bei Danaea eine Art langen Napfes darstellt, in welchem der lange Sorus liegt. Luerssens Einwand, dass diese Epidermisauswüchse kein Indusium seien, weil sie sich auch sonst auf den Blättern finden und also nur Haare darstellen, trifft nicht, insofern ja auch das Indusium der ächten Farne ein Haarauswuchs, also als Trichom zu deuten ist. Ebenso wie dieses ist auch das rudimentäre Indusium der Marattiaceen nicht bei allen Arten anzutreffen.

Die Entwickelungsgeschichte der Sori wurde von Luerssen bei Marattia, von ihm und Tschistiakoff bei Angiopteris studirt. In beiden Fällen entsteht das Receptaculum als eine wulstartige Protuberanz des fertilen Nerven, an deren Bildung sich Epidermis und darunter liegendes Gewebe des letzteren betheiligen. Bei Angiopteris wölben sich auf dem Receptaculum, getrennt von einander, zwei Reihen von Papillen hervor, deren jede gleich anfangs aus einer Zellgruppe besteht, die sowohl aus oberflächlichen wie aus inneren Zellen des Receptaculums gebildet ist; jede Papille wird zu einem der freien Sporangien des Sorus; in sehr jungen Sporangien konnte Tschistiakoff eine innere, von 2—3 Zellenlagen umgebene Zelle erkennen, aus welcher durch wiederholte Zweitheilung eine Gruppe von Sporenmutterzellen hervorgeht. Bei Marattia dagegen entstehen auf dem jungen Receptaculum zwei parallele Wülste, die bald durch eine tiefe schmale Einsenkung getrennt sind; in jedem dieser Wülste differenzirt sich eine Reihe von rundlichen Zellgruppen, die Urmutterzellen der Sporen. Jede dieser Gruppen entspricht einem Sporangium, deren Wände aber gleich anfangs verschmolzen bleiben. Die Innenflächen der beiden parallelen Wülste legen sich bei weiterer Entwickelung fest an einander, um erst bei der Sporenreife sich wieder weit auseinanderzuschlagen, die vielfächerige Frucht zerfällt in zwei Längshälften, deren jede ihre Fächer auf der Innenseite durch verticale Spalten öffnet.

Die Entwickelung der Sporen zu je vier aus einer Mutterzelle bietet, abgesehen von den häufigen eingangs erwähnten Abnormitäten nichts auffallend Abweichendes von der der Ophioglosseen und Farne; wichtiger ist, dass abweichend von den Farnen die Wand des reifen Marattiaceensporangiums mehrschichtig ist.

Gewebeformen. Als eine Besonderheit der Epidermis sind die ausserordentlich grossen, weitgeoffneten Stomata der Blätter von Kaulfussia anzuführen, die zwar in gewohnter Weise entstehen, später aber durch die ausserordentliche Grösse der Spalte und die einen schmalen Ring bildenden Schliesszellen auffallen, welche von 2—3 Lagen von Epidermiszellen, die ebenfalls ringförmig geordnet, umgeben sind (Lürssen).

Im parenchymatischen Grundgewebe der Blätter fand Lürssen an den die Intercellularräume begrenzenden Wandflächen Auswüchse, welche in die Zwischenräume hineinragen; sind diese klein, so sind die Auswüchse Buckeln oder Zapfen, in weiteren Räumen verlängern sie sich zu langen dunnen Fäden, welche ganz solid sind und aus cuticularisirter Zellhautsubstanz bestehen; grosse Intercellularräume sind ganz durchwebt mit diesen Fäden, die Lürssen bei Kaulfussia, Danaea, Angiopteris, Marattia auffand. — Das Grundgewebe bildet in den Blättern zwar sclerenchymatische Schichten und Stränge, denen aber die Härte

und dunkle Färbung des Farnsclerenchyms fehlt; in den Gelenkpolstern werden diese Gewebe collenchymatisch. Lange Züge von Gerbstoffschläuchen durchziehen alle Theile des Grundgewebes, Gummigänge sind im dünnwandigen Parenchym zerstreut; auf die Sphaerokrystalle wurde p. 65 hingewiesen. — Im Stamm von Angiopteris, den ich untersucht habe, fehlt das Sclerenchym, ein weitzelliges dünnwandiges Parenchym bildet die Grundmasse, in welcher sehr zahlreiche Gerbstoffzeilen mit rothem Saft und grosse Gummigänge vertheilt sind, deren Inhalt, wenn man ein Stammstück im Wasser liegen lässt, dieses mit einer dicken Schicht gallertartigen Schleims überzieht.

Die Fibrovasalstränge der Blätter sowohl wie im Stamm sind denen der Farne ähnlich: ein centrales aus weiten leiterförmig verdickten Tracheïden bestehendes Xylem ist von einer Phloëmschicht rings umgeben, im Blatt sind die Stränge (von Angiopteris) vorwiegend bandförmig, im Stamm von kreisrundem Querschnitt. Die sonst gewöhnliche, zumal den Farnen zukommende, einschichtige Strangscheide mit welligen Längswänden fehlt den Fibrovasalsträngen sowohl im Blatt wie im Stamm; in der Wurzel dagegen ist sie vorhanden und aus grossen Zellen gebildet. — Harting hat die das Stammparenchym durchziehenden Wurzeln Fig. 291 *A w* als Gefässbündel des Stammes beschrieben und auf Tafel *VII* Fig. 3 und 4 der Monographie der Maratt. abgebildet; den Bau der eigentlichen Stammgefässbündel hat er gar nicht untersucht; es ist nöthig, diesen Fehler deshalb hervorzuheben, weil Russow, auf Harting gestützt, den Stammsträngen eine Strangscheide (»Schutzscheide«) zuschreibt, die aber nur den im Stamm verlaufenden Wurzeln zukommt; es ist schwer begreiflich, wie Russow diesen ganz offen daliegenden Fehler Harting's übersehen konnte. Es ist übrigens (bei Angiopteris) gar nicht leicht, einen Querschnitt von einem der Stammstränge zu bekommen, da diese sehr unregelmässig gebogen und überall mit Wurzeln besetzt und das von ihnen gebildete Netz von solchen durchzogen ist. Ueber die wahre Form des Strangsystems konnte ich, da nur ein Stamm mir zu Gebote stand, nicht ganz ins Reine kommen, jedenfalls ist aber Harting's Abbildung wenig naturgetreu. Die zahlreichen in ein Blatt ausbiegenden Stränge entspringen in geringerer Zahl aus dem Strangnetz des Stammes und vermehren sich in den Basalstücken der Stiele durch Theilung (Fig. 291 *A*).

Betreffs des Scheitelwachsthums soll der Stamm von Marattia nach einer älteren Angabe Hofmeister's eine dreiseitige Scheitelzelle besitzen; in den Wurzeln findet sich nach Harting und Russow eine die Scheitelzelle vertretende Schicht sehr grosser Zellen.

### Ordnung II. Die Farne[1].

1) Die erste, geschlechtliche Generation, das Prothallium, ist ein chlorophyllreicher, sich selbständig ernährender Thallus, dessen Entwickelung auffallende Aehnlichkeiten mit dem der einfacheren Lebermoose, z. Th. selbst mit den Vorkeimbildungen mancher Laubmoose erkennen lässt. Das Prothallium bildet einfache, schlauchförmige, nicht gegliederte Wurzelhaare, endlich Antheridien und

[1] H. v. Mohl: Ueber den Bau des Stammes der Baumfarne (Vermischte Schriften p. 108). — Hofmeister: Ueber Entwickelung und Bau der Vegetationsorgane der Farne (Abh. d. königl. Sächs. Ges. d. Wiss. 1857. V.). — Derselbe: Ueber die Verzweigung der Farne (Jahrb. f. wiss. Bot. III, 278. — Mettenius. Filices horti botan. Lipsiensis (Leipzig. 1856). — Derselbe: Ueber die Hymenophyllaceen (Abhandl. der königl. Sächs. Ges. d. Wiss. 1864. VII.). — Wiegand: Bot. Unters. (Braunschweig 1854). — Dippel: Ueber den Bau der Fibrovasalstränge in dem Berichte deutscher Naturf. u. Aerzte in Giessen 1865, p. 142). — Rees: Entwickelung des Polypodiaceensporangiums (Jahrb. f. wiss. Bot. V. 5. 1866). — Strasburger: Befruchtung der Farnkräuter (Jahrb. f. wiss. Bot. VII. p. 390, 1869). — Kny: Ueber Entwickelung des Prothalliums und der Geschlechtsorgane in den Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde in Berlin, 1868 am 21. Januar und 17. Novbr. — Kny: Ueber Bau und Entwickelung des Farnantheridiums (Monatsber. der k. Akad. d. Wiss. Berlin 1869, Mai). — Kny, Beiträge zur Entwickelungsgesch. der Farnkräuter, Jahrb. f. wiss. Botanik VII, p. 1. — Russow: vergleichende Unters. Petersburg 1872. — Janczewsky: über die Archegonien. Bot. Zeitg. 1872 p. 418).

Archegonien; seine Entwickelung und Lebensdauer kann einen beträchtlichen Zeitraum umfassen, zumal dann, wenn die Archegonien nicht befruchtet werden.

Bei der Keimung der Sporen, die gewöhnlich erst längere Zeit nach der Aussaat, bei Osmunda jedoch schon nach wenigen Tagen beginnt, wird das cuticularisirte, meist mit Leisten, Buckeln, Stacheln oder Granulationen versehene Exosporium längs seiner Kanten zersprengt; das nun hervortretende Endosporium, nicht selten schon jetzt durch Wände getheilt, erzeugt das Prothallium entweder unmittelbar, wie bei Osmunda, oder nach vorläufiger Bildung eines fädigen Vorkeims, der bei den Hymenophyllaceen gewisse Aehnlichkeiten mit dem der Andreaeaceen und Tetraphiden unter den Moosen darbietet. Nur bei der eben genannten Familie, bei den Polypodiaceen, ferner bei Osmunda und Aneimia[1]) ist übrigens die Entwickelung des Prothalliums genauer untersucht und namhafte Verschiedenheiten, die sich dabei herausstellen, erfordern eine gesonderte Darstellung.

Bei den Hymenophyllaceen wird der Inhalt der Spore schon vor der Keimung in drei im Centrum zusammentreffende Zellen getheilt oder es werden, wie bei manchen Trichomanesarten, an drei peripherischen Puncten kleine Zellen abgeschnitten, während eine grössere mittlere übrig bleibt. Die Zellen wachsen, das Exosporium sprengend, nach drei Richtungen hin in Keimschläuche aus, die an der Spitze sich verlängernd durch Querwände gegliedert werden, also Zellenfäden darstellen, von denen aber gewöhnlich nur einer sich kräftig entwickelt, während die anderen bald haarähnlich abschliessen; bei Hymenophyllum Tunbridgense geht jener nicht selten alsbald am Ende in eine Zellfläche über, bei anderen aber bildet er ein vielfach verzweigtes, confervenähnliches Protonema, an welchem flächenförmige Prothallien von 2—6 Linien Länge und $^1/_2$—$1^1/_2$ Linien Breite als seitliche Sprossungen auftreten. Jede Zelle des Fadens kann einem Zweige den Ursprung geben, der hinter der vorderen Querwand hervortretend, alsbald durch eine Querwand abgegrenzt wird; manche dieser Zweige wachsen gleich dem Muttersspross unbegrenzt fort, andere werden durch eine haarähnliche Bildung abgeschlossen, eine grössere Zahl bildet sich zu den genannten Flächengebilden um, der grösste Theil aber entwickelt sich zu Wurzelhaaren, hin und wieder kann die Anlage eines Fadenzweiges zu einem Antheridium oder selbst zu einem Archegonium werden. Am Scheitel der Flächengebilde entstehen bei Trichomanes incisum auf flaschenförmig ausgewachsenen Randzellen kugelige Zellen, die wahrscheinlich als Propagationsorgane zu deuten sind; nur die Randzellen der Flächenprothallien können zu Wurzelhaaren und neuen Protonemafäden, aber auch zu neuen Flächensprossen auswachsen. Die Wurzelhaare sind meist kurz, braunwandig, am Ende lappige Haftscheiben oder Zweigschläuche bildend (Mettenius).

Bei den Polypodiaceen und Schizaeaceen entwickelt sich das Endosporium zu einem kurzen, gegliederten Vorkeimfaden, an dessen Ende schon früh ein mehr oder minder lebhaftes Breitenwachsthum eingeleitet wird; es entsteht so eine zunächst einschichtige Gewebeplatte, welche bald breite Herzform oder

1) Obgleich die Osmundaceen, Schizaeaceen und Gleicheniaceen wahrscheinlich eine von den Polypodiaceen und Hymenophyllaceen zu trennende Gruppe sind, nehme ich doch das wenige über sie Bekannte hiermit auf, da eine gesonderte Darstellung gegenwärtig sehr mager und lückenhaft ausfallen würde. Wo es nicht ausdrücklich anders angegeben ist, beziehen sich die Beschreibungen auf die Polypodiaceen und Cyatheaceen.

selbst Nierenform annimmt und in einer vorderen Einbuchtung den fortwachsenden Scheitel erkennen lässt; die Scheitelzelle desselben bildet nach rechts und links durch Wände, welche auf der Fläche senkrecht stehen, zwei Segmentreihen, aus deren Theilungen das Flächengewebe hervorgeht. Die Verjüngung der Scheitelzelle ist jedoch eine begrenzte, sie findet ihren Abschluss im Auftreten einer Querwand, durch welche eine neue Scheitelzelle entsteht, die fortan durch longitudinale Wände sich theilt und so eine Reihe neben einander liegender Scheitelzellen bildet, welche die Tiefe der Einbuchtung der Prothalliumplatte einnimmt, ähnlich wie am Thallus von Pellia (Kny). — Die Wurzelhaare sind sämmtlich seitliche Bildungen, zahlreich entspringen sie auf der Unterseite der hinteren Partie des Prothalliums, zwischen ihnen die Antheridien, die hier nur selten randständig sind. Die Archegonien entstehen ebenfalls auf der Unterseite, aber auf einem mehrschichtigen Polster hinter der vorderen Einbuchtung; bei Ceratopteris bilden sich mehrere archegoniumtragende Polster.

Osmunda (von Kny genauer untersucht und mit den vorigen verglichen l. c.) unterscheidet sich von den Polypodiaceen und Schizaeaceen zunächst durch den Mangel des fädigen Vorkeims; das Endosporium erfährt sofort bei beginnender Keimung Flächentheilungen, eine hintere Zelle wird, wie bei den Equiseten zum ersten Wurzelhaar, die folgenden Wurzelhaare entstehen aus Randzellen und auf der Unterseite von Flächenzellen des Prothalliums, dessen Scheitelwachsthum dem der Polypodiaceen ähnlich verläuft. Charakteristisch ist für Osmunda die mehrschichtige Mittelrippe, welche das bandförmige Prothallium vom hinteren Ende bis zum Scheitel durchzieht und beiderseits zahlreiche Archegonien producirt; die Antheridien entspringen theils aus dem Rande oder aus der Unterseite der Fläche mit Ausschluss der Mittelrippe.

Gleich vielen frondosen Lebermoosen erzeugen auch die Prothallien der Farne Adventivsprosse aus einzelnen Randzellen; in besonders ergiebiger Weise geschieht dies bei Osmunda, wo die Adventivsprosse sich auch ablösen und so als vegetative Propagationsorgane auftreten.

Die Prothallien zeigen eine Hinneigung zum Dioecismus, die sich auch darin ausspricht, dass zuweilen ganze Aussaaten nur Antheridien tragende Prothallien hervorbringen (wie bei Osmunda regalis), während in anderen Fällen die Archegonien später und spärlicher erscheinen, um von den Antheridien jüngerer Prothallien befruchtet zu werden.

Die Antheridien sind ihrem morphologischen Verhalten nach Trichome; sie entstehen ähnlich den Wurzelhaaren als Auswüchse der Randzellen oder Flächenzellen des Prothalliums, bei den Hymenophyllaceen sogar auch an den protonematischen Fäden. Die Ausstülpung wird von der Mutterzelle meist durch eine Querwand abgetrennt und schwillt sofort oder nach Bildung einer Stielzelle kugelig an; in manchen Fällen können die Spermatozoiden in dieser Kugelzelle sofort entstehen, gewöhnlich aber erfährt dieselbe erst noch weitere Theilungen [1],

[1] Diese Theilungen finden in sehr merkwürdiger Art statt; in der halbkugelig vorgewölbten Mutterzelle des Antheridiums entsteht bei Aneimia hirta eine gewölbte Wand, durch welche sie in eine innere halbkugelige und eine äussere, diese glockenartig überdeckende Zelle getheilt wird; letztere zerfällt dann durch eine ringförmige Wand in eine obere deckelartige und eine untere hohlcylindrische Zelle; die ganze Wand besteht also aus zwei Zellen. Aehnlich ist es bei Ceratopteris; in anderen Fällen, wie bei Asplenium alatum bildet sich in

durch welche das Antheridium eine nur aus einer Zellschicht bestehende Wandung erhält, deren Zellen an der Innenwand Chlorophyllkörner bilden, während die Centralzelle des Antheridiums durch weitere Theilungen die Mutterzellen der Spermatozoiden liefert, die nicht sehr zahlreich sind. Die Entleerung des reifen Antheridiums erfolgt durch rasche Wasseraufnahme in die Wandungszellen, die stark aufschwellend den Inhalt drücken, bis die Antheridienwandung am Scheitel zerreisst; dort treten die Spermatozoidzellen hervor, aus deren jeder sich ein drei- bis viermal korkzieherartig gewundenes Spermatozoid frei macht: das feinere Vorderende ist mit zahlreichen Cilien besetzt, das dickere Hinterende schleppt oft ein mit farblosen Körnchen versehenes Bläschen nach, das indessen später abfällt und ruhig liegen bleibt, während der Faden allein davoneilt. — Dieses Bläschen entsteht nach Strasburger aus einem centralen Theil des Inhalts der Mutterzelle, deren wandständiges Protoplasma den Faden und seine Cilien bildet; das Bläschen ist also nicht eigentlich ein Theil des Spermatozoids, es klebt ihm nur an und schwillt durch Endosmose im Wasser stark auf, wie die Fig. 293 zeigt.

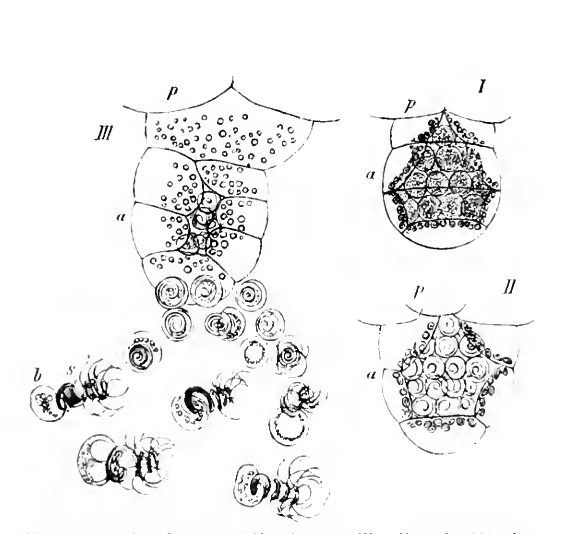



Fig. 293. Antheridien von Adianthum capillus Veneris (550), im optischen Längsschnitt gesehen. *I* noch unreif, *II* die Spermatozoiden schon fertig ausgebildet; *III* geplatztes Antheridium, die Wandungszellen in radialer Richtung stark aufgeschwollen, die Spermatozoiden zumeist ausgetreten. — *p* Prothallium, *a* Antheridium, *s* Spermatozoid, *b* dessen Blase, Stärkekornchen enthaltend.

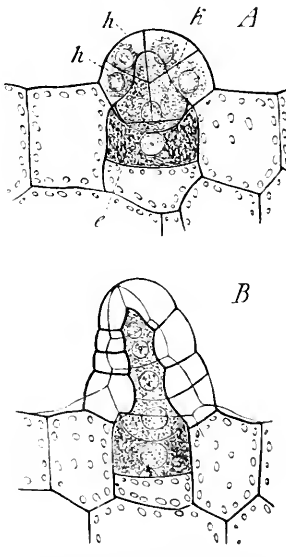



Fig. 294. Junge Archegonien von Pteris serrulata, nach Strasburger. — *e* die Eizelle, *h h* Hals, *k* die Hals-Canalzelle.

Das **A r c h e g o n i u m** entsteht aus e i n e r oberflächlichen Zelle des Prothalliums, die sich zunächst nur schwach hervorwölbt und durch zwei der Oberfläche parallele Wandungen in drei Zellen getheilt wird: die unterste derselben, welche

der halbkugeligen Mutterzelle des Antheridiums eine trichterförmige Wand, deren weiterer Umfang sich an die der Mutterzelle oben anlegt; der obere Theil der letzteren wird durch eine ebene Querwand als Deckelzelle abgeschnitten; es können sich auch nach einander zwei, selbst drei trichterformige Wande bilden, so dass die Wandschicht des Antheridiums aus zwei oder drei sie quer umlaufenden über einander liegenden Zellen und der Deckelzelle besteht, wie Fig. 293. Ganz anders ist die Bildung der Antheridienwandung bei Osmunda, sie besteht unten aus 2—3 Zellen, deren sich mehrere aus der Theilung der Deckelzelle hervorgegangene obere Zellen aufsetzen (Kny l. c.).

Janczewsky als Basalzelle bezeichnet (Fig. 294 unterhalb *e*), theilt sich später ähnlich wie die umliegenden Gewebezellen und trägt so zur Bildung der ganz in den Thallus eingesenkten Bauchwand des Archegoniums bei. Die äussere der drei primären Zellen erzeugt die Halswand oder Peripherie des Archegoniumhalses (Fig. 294 *A*, *h h*), indem sie sich zuerst kreuzweise in vier Zellen theilt, aus denen durch schiefe Querwände die vier Zellreihen der Halswand entstehen; da der Hals auf der Vorderseite (d. h. der dem Scheitel des Prothalliums zugekehrten Seite) stärker wächst und convex wird, so ist auch die Zellenzahl in den vorderen Halsreihen grösser, meist sechs, während sie auf der kürzeren concaven Hinterseite des Halses meist vier beträgt. — Aus der mittleren der drei primären Zellen entsteht die Centralzelle und die Halscanalzelle, also die ganze axile Zellreihe des Archegoniums; während der Entwickelung der Halsperipherie nämlich spitzt sich diese mittlere Zelle nach oben zu und drängt sich zwischen die Halszellen hinein (Fig. 294 *A*); durch eine Querwand wird dieser zugespitzte Theil abgeschnitten und bildet nun die einzige Halscanalzelle, die sich mit dem Halse verlängert, ihn ganz ausfüllt und nach Strasburger durch das Auftreten einiger Zellkerne die Neigung zu weiteren Quertheilungen andeutet, jedoch nicht ausführt (Fig. 294 *B*), was jedoch Janczewsky bestreitet. Die breite Centralzelle nun zerfällt nach Letzterem in eine obere kleinere Bauchcanalzelle (Fig. 295 *B s*) und in die viel grössere Eizelle (*e*), die sich später abrundet. Die Wände der Canalzellen quellen auf, verschleimen und endlich wird die wasserreiche Gallert sammt dem Protoplasma der Canalzellen durch den geöffneten Hals hinausgestossen. Die Spermatozoiden sammeln sich, durch den Schleim aufgehalten, in grosser Zahl vor dem Archegonium, viele dringen in den Halscanal, diesen endlich oft verstopfend ein; einzelne gelangen bis zur Eizelle, dringen in diese ein und verschwinden in ihr. Der Eintritt erfolgt an einem helleren, dem Hals zugekehrten Fleck der Eizelle, der als Empfängnissfleck bezeichnet wird (vgl. die Oogonien der Algen)[1]. Nach der Befruchtung schliesst sich der Hals.

2) Die zweite Generation, das Farnkraut, entwickelt sich aus der befruchteten Eizelle des Archegoniums; anfangs hält das umgebende Gewebe des Prothalliums mit der Vergrösserung des Embryo gleichen Schritt, dieser bleibt längere Zeit in einer auf der Unterfläche vorspringenden Protuberanz eingeschlossen, bis das erste Blatt und die erste Wurzel hervorbrechen. Die ersten Theilungsvorgänge am Embryo sind nach Hofmeister's Angaben für Pteris aquilina und Aspidium filix mas nicht ganz gleichartig bei verschiedenen Farnen. Gewiss ist, dass die erste Theilungswand der Eizelle zur Längsaxe des Prothalliums quergestellt und zu dieser schief geneigt ist: wie Fig. 295 *E* zeigt, ist ihre Neigung der des Archegonienhalses gleichsinnig; es ist ferner gewiss, dass jede der beiden Theilzellen alsbald noch einmal getheilt wird, so dass der Embryo nun aus vier wie Kugelquadranten gelagerten Zellen besteht, die durch einen Längsschnitt gleichzeitig halbirt werden; in der folgenden Fig. 296 sind diese ersten Theilungen durch dickere Striche angedeutet, wobei der Embryo im Längsschnitt gesehen ist. Die Figurenerklärung zeigt die Deutung, die Hofmeister den vier ersten Zellen des Embryo von Pteris aquilina giebt, die der Leser einstweilen

---

1) Nach Strasburger ist der Befruchtungsact besonders deutlich bei Ceratopteris zu beobachten; das Eindringen der Spermatozoiden bis zur Eizelle wurde schon früher von Hofmeister gesehen.

mit den entsprechenden Vorgängen bei Salvinia und Marsilia vergleichen mag, wobei nicht zu übersehen ist, dass der Farnembryo so zu sagen auf dem Rücken liegt. Ohne hier auf weitläufige Darlegungen eingehen zu können, ist es doch nöthig, auf die Aehnlichkeit des Farnembryo mit dem der Rhizocarpeen hinzuweisen.

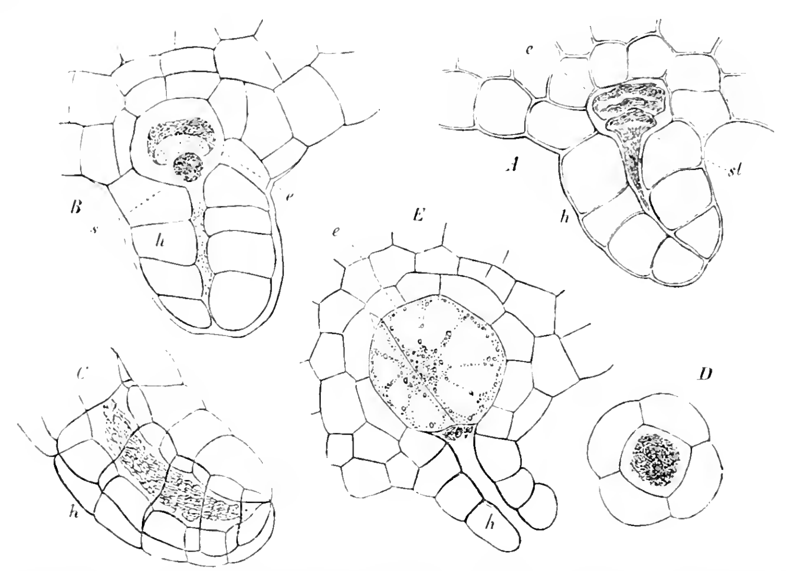



Fig. 295. Archegonium von Adianthum Capillus Veneris (800); *A, B, C, E* im optischen Längsschnitt, *D* im optischen Querschnitt: *A, B, C* vor, *E* nach der Befruchtung. — *h* Hals des Archegoniums, *sl* verschleimte Canalzellen; *s* in *B* die Bauchcanalzelle; *e* die Eizelle; *e* bei *E* der zweizellige Embryo. Nach eintägigem Liegen in Glycerin.

Sehen wir einstweilen ab von etwaigen Zweifeln an der Bedeutung jeder einzelnen der ersten vier Zellen des Embryo, so ist es gewiss, dass eine hintere untere [1] derselben zur Mutterzelle der ersten Wurzel wird, dass eine vordere untere zur Mutterzelle des ersten Blattes wird, dass unmittelbar vor und über der Blattbasis die Scheitelzelle des Stammes liegt, und dass der obere Theil des Embryo, zwischen Stammscheitel und Wurzelbasis zu einem besonderen Organe, dem Fuss, sich umbildet, durch den der Embryo dem Gewebe des Prothalliums sich anheftet, um ihm Nahrung zu entziehen, während die ersten Wurzeln und Blätter nach aussen treten; dieser Fuss oder Saugapparat, den ich für ein seitliches Gebilde halte,

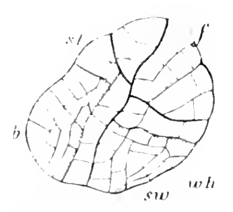



Fig. 296. Senkrechter Längsschnitt des Embryo von Pteris aquilina nach Hofmeister (Entwickelung und Bau der Vegetationsorgane der Farne p. 607); die dickeren Linien sind die Durchschnitte der ersten drei Theilungswände, durch welche der Embryo vierzellig wurde; die vordere untere Zelle bildet nach Hofmeister das Blatt *b* und die Stammspitze *st*; aus der hinteren unteren Zelle entsteht die Wurzel, deren Scheitelzelle *sw* und Wurzelhaube *wh* ist; der Fuss *f* entsteht bei Pteris nach Hofmeister aus den beiden oberen der vier ersten Zellen. Bei Aspidium filix mas würden diese Verhältnisse nach ihm von denen der Rhizocarpeen noch weiter abweichen.

wird von Hofmeister als die erste Wachsthumsaxe, als Hauptaxe des Farnkrautes bezeichnet, an welcher die blättertragende Axe als Seitenspross hervortrete;

1 Die Bezeichnung hinten, vorn, unten, oben bezieht sich gleichzeitig auf das Prothallium, dessen Scheitel vorn, dessen archegonientragende Fläche unten liegt.

auch hier glaube ich indessen den Ansichten des berühmten Morphologen gegenüber die Analogie mit den von Pringsheim an Salvinia dargelegten Verhältnissen festhalten zu müssen und verweise auf die bei den Rhizocarpeen gegebene Darstellung der Orientirung des Embryo im Archegonium.

Die ersten Stammtheile, Wurzeln und Blätter, die sich nun nach und nach aus dem Embryo entwickeln, sind sehr klein und bleiben es, die später hervortretenden werden immer grösser, die Form der Blätter wird immer complicirter, der Bau des Stammes bei zunehmender Dicke der neuen, durch Längenzuwachs entstehenden Theile immer verwickelter; die ersten Stammtheile enthalten gleich den ersten Blattstielen nur je einen axilen Fibrovasalstrang, die

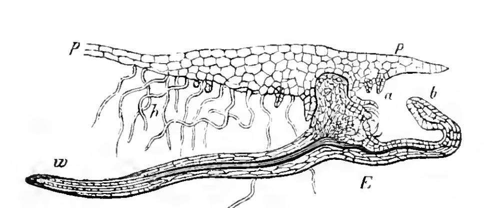



Fig. 297 Adianthum Capillus Veneris, senkrechter Längsschnitt durch das Prothallium *p p* und das junge Farnkraut *E*; *h* Wurzelhaare, *a* Archegonien des Prothalliums, *b* das erste Blatt, *w* die erste Wurzel des Embryo (etwa 10mal vergr.).

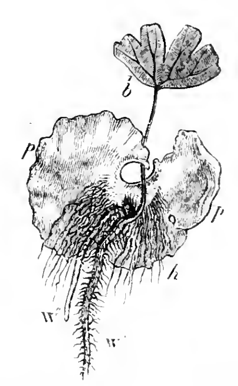



Fig. 298. Adianthum Capillus Veneris. Das von unten gesehene Prothallium *p p* mit dem an ihm festsitzenden jungen Farnkraute, dessen erstes Blatt *b*, dessen erste und zweite Wurzel w', w''; *h* Wurzelhaare des Prothalliums (etwa 30mal vergr.).

späteren deren mehrere, wenn Stamm und Blattstiele beträchtlichere Dicke erreichen. So erstarkt das Farnkraut nach und nach, nicht durch nachträgliche Vergrösserung der embryonalen Theile, sondern dadurch, dass jeder folgende Theil eine bedeutendere Grösse und Ausbildung als die vorhergehenden erreicht, bis endlich eine Art stationären Zustandes erreicht wird, wo die neu hinzukommenden Organe den vorhergehenden ungefähr gleich sind; die folgenden Betrachtungen beziehen sich vorzugsweise auf diesen »erwachsenen« Zustand unserer Pflanzen.

Das erwachsene Farnkraut ist bei manchen Hymenophyllaceen ein kleines zartes Pflänzchen, welches die Dimensionen grosser Muscineen nicht beträchtlich übersteigt; bei den übrigen Abtheilungen sind die vollwüchsigen Exemplare meist stattliche Staudengewächse, manche Arten der Tropen und südlichen Hemisphäre nehmen einen palmenähnlichen Habitus an (Baumfarne). — Der Stamm kriecht entweder auf oder unter der Erde (Polypodium, Pteris aquilina), oder klettert an Felsen und Stämmen empor, bei manchen erhebt er sich schief aufstrebend (Aspidium filix mas), bei den Baumfarnen steigt er säulenartig senkrecht empor: die Bewurzelung ist meist sehr reichlich; bei manchen Baumfarnen wird der Stamm von einem dichten Ueberzug an ihm hinabwachsender Wurzeln oft ganz bedeckt; die Wurzeln entstehen am Stamm in aeropetaler Folge, zuweilen dicht hinter dem fortwachsenden Stammscheitel (Pteris aquilina); wenn die Internodien sehr kurz bleiben und der Stamm ganz mit Blattbasen bedeckt ist, so entstehen die Wurzeln, wie bei Aspidium filix mas, aus den Blattstielen. Bei vielen Hymenophylla-

ceen, denen ächte Wurzeln fehlen, nehmen Stammzweige eine wurzelähnliche Bildung an. — Die Blätter sind bei kriechenden und kletternden, sowie bei manchen frei aufrecht wachsenden Formen durch deutliche oder selbst sehr lange Internodien getrennt, bei dicken, aufstrebenden und senkrechten Stämmen sind die Internodien meist unentwickelt und die Blätter so dicht gestellt, dass keine freie Stammfläche oder nur ein sehr unbeträchtlicher Theil derselben übrig bleibt[1]. — Die Blätter der Farne sind allgemein ausgezeichnet durch die eingerollte Knospenlage; der Mittelnerv und die Seitennerven sind von hinten nach vorn eingekrümmt, erst mit dem letzten Wachsthum rollen sie sich aus einander. Die Blattformen gehören zu den vollkommensten des Pflanzenreichs. Sie zeigen eine enorme Mannigfaltigkeit des Gesammtumrisses, gewöhnlich ist die Lamina vielfach gelappt, verzweigt, gefiedert. Sie sind im Verhältniss zum Stamm und den dünnen Wurzeln meist sehr gross und erreichen zuweilen ausserordentliche Dimensionen, Längen von 6—10 Fuss (Pteris aquilina, Cibotium); sie sind immer gestielt und wachsen lange Zeit am Ende fort, der Stiel und die unteren Laminatheile sind oft schon völlig entfaltet, wenn die Spitze noch fortwächst (Nephrolepis), nicht selten ist dieses Wachsthum der Blattspitze ein periodisch unterbrochenes (s. unten); bei Lygodium wird der Blattstiel oder die Mittelrippe sogar einem schlingenden, lange Zeit fortwachsenden Stengel ähnlich, an welchem die Blattfiedern wie Blätter erscheinen. — Die Metamorphose der Blätter ist jedoch eine unbedeutende, an derselben Pflanze wiederholen sich immer dieselben Blattformen, meist Laubblätter; schuppenförmige Blätter finden sich an unterirdischen Ausläufern (Struthiopteris germanica), und in vielen Fällen nehmen die fertilen Blätter (die mit Sporangien besetzten) besondere Formen an; so enorme Abweichungen in der Ausbildung der Blätter einer Pflanze, wie bei den meisten Phanerogamen, kommen nicht vor; doch ist Platycerium alcicorne zu erwähnen, wo die Laubblätter periodisch wechselnd als breite, der Unterlage angedrückte Scheiben und als lange dichotomisch verzweigte bandartige aufrechte Blätter sich ausbilden. — Unter den verschiedenen Haargebilden der Farne sind besonders die sogen. Spreuhaare oder Spreublätter auffallend durch ihre grosse Zahl und oft blattähnlich flächenförmige Ausbildung; meist sind die jüngeren Blätter von ihnen ganz bedeckt und verhüllt.

Nach dieser vorläufigen Orientirung wenden wir uns nun zur Betrachtung des Wachsthums der einzelnen Glieder.

Das fortwachsende Stammende eilt zuweilen dem Anheftungspunct der jüngsten Blätter weit voraus und erscheint dann nackt, wie bei Polypodium vulgare, sporodocarpum und anderen kriechenden Farnen; ebenso bei Pteris aquilina, wo es bei alten Pflanzen (nach Hofmeister) oft mehrere Zoll weit blattlos fortwächst; bei vielen Hymenophyllaceen hat man nach Mettenius derartige blattlose Verlängerungen von Stammaxen für Wurzeln gehalten. In anderen Fällen dagegen, besonders bei aufrecht wachsenden Farnen, ist das Längenwachsthum des Stammes viel langsamer, sein Ende bleibt in einer Blattknospe verborgen. Der Stamm endigt häufig mit flachem Scheitel, zuweilen, wie bei Pteris, ist dieser

1) Aus Form- und Grössenänderungen der älteren Blattnarben schloss Bronguiart, dass die Stämme der Baumfarne längere Zeit nach dem Abfallen der Blätter noch in die Länge (und Dicke?) wachsen.

sogar einer trichterförmigen Erhebung des älteren Gewebes eingesenkt (Fig. 301 *E*). Der Stammscheitel wird immer von einer deutlich unterscheidbaren **Scheitelzelle** eingenommen, die sich entweder durch alternirend geneigte Wände theilt und dann in der Ansicht von oben dem Querschnitt einer biconvexen Linse gleicht,

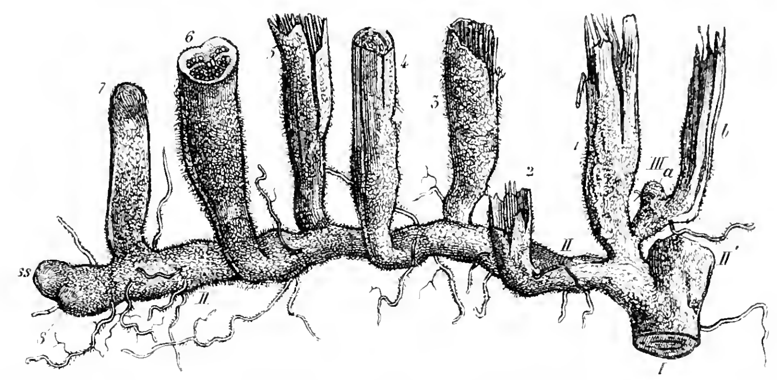



Fig. 299. Pteris aquilina, ein Theil des unterirdischen Stammes mit Blättern und Blattstielbasen in 1/2 der natürl. Grösse. — *I* älteres Stammstück, es trägt die beiden Gabeläste *II* und *II'*; *ss* der Scheitel des schwächeren Gabelastes *II*, neben ihm die jüngste Blattanlage *s*; 1—7 die Blätter dieses Gabelastes, deren je eines in einem Jahr sich ausbildet; 1—5 die Blätter früherer Jahre, bis auf einige Entfernung vom Stamm bereits abgestorben, 6 das diesjährige Blatt mit entfalteter Lamina, der Stiel abgeschnitten; 7 das junge Blatt für's nächste Jahr, am Scheitel des Stiels ist die noch sehr kleine Lamina durch Haare ganz umhüllt. Der Blattstiel 1 trägt eine Knospe *IIIa*, die ein bereits abgestorbenes Blatt *b* entwickelt hat und dann in Ruhe übergegangen ist. — Die dünneren Fäden sind Wurzeln. — Alle in der Figur sichtbaren Theile sind unterirdisch.

oder sie ist dreiseitig pyramidal, mit convexer Vorderfläche und drei schiefen Seitenflächen, die sich hinten schneiden. Die Umrisse der Segmente, die im ersten Fall zweireihig, im anderen dreireihig oder nach complicirteren Divergenzen angelegt werden, verschwinden bald unter dem Einfluss zahlreicher Zelltheilungen und der Verzerrungen, welche das Wachsthum der den Scheitel umgebenden Gewebemassen und Blattstiele bewirkt. — Zweischneidig keilförmig ist z. B. die Scheitelzelle bei Pteris aquilina (wo die Segmente am horizontalen Stamme eine rechte und eine linke Reihe bilden; die Schneiden der Scheitelzelle sind nach oben und unten gekehrt Fig. 300), ferner nach Hofmeister bei Niphobolus chinensis, rupestris, Polypodium aureum, punctulatum, Platycerium alcicorne; bei Polypodium vulgare ist sie nach ihm bald zweischneidig, bald dreiseitig pyramidal; die letztgenannte Form hat sie bei Aspidium filix mas u. a. Als Regel darf man wohl bis auf Weiteres annehmen, dass kriechende Stämme mit bilateraler Ausbildung eine zweischneidige, aufrechte oder aufstrebende, welche allseitig ausstrahlende Blattrosetten tragen, eine dreiseitig pyramidale Scheitelzelle haben.

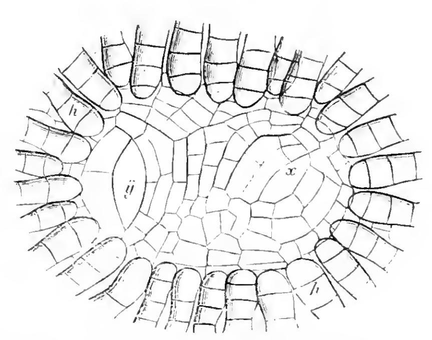



Fig. 300. Scheitelansicht des Stammendes von Pteris aquilina; *y* die Scheitelzelle des Stammes; *x* Scheitelzelle des jüngsten Blattes; *h h* Haare, welche die von einem Gewebewulst umgebene Scheitelregion bedecken.

Die weiteren genetischen Beziehungen der Segmente der Stammscheitelzelle zur Anlage der Blätter und zum Aufbau des Stammgewebes selbst sind noch

wenig im Einzelnen bekannt. Nicht zweifelhaft ist es, dass jedes Blatt nur einem einzelnen Segment seine Entstehung verdankt, und dass die betreffende Segmentzelle schon frühzeitig zur Blattbildung verwendet wird: es scheint aber zweifelhaft, ob jedes Segment und, wenn nicht, das wievielte Segment jedesmal ein Blatt bildet.

Die Blattstellung entspricht zuweilen der geradreihigen Anlage der Segmente des Stammes: so die zweizeilige Stellung der Blätter von Pteris aquilina, Niphobolus rupestris und mancher Polypodien der zweizeiligen Segmentirung der Stammscheitelzelle; aber bei verwickelter, spiraliger Blattstellung und dreiseitig pyramidaler Scheitelzelle, wie bei Aspidium filix mas, mögen ähnliche Vorgänge wie bei den vielreihig beblätterten Moosen mit dreiseitiger Scheitelzelle (z. B. Polytrichum) stattfinden[1].

Die Endverzweigung des Stammes bezeichnet Hofmeister bei allen Farnen als Dichotomie. Die Zweige treten sehr nahe dem Stammende hervor und sind wenigstens anfangs zuweilen diesem gleich, so dass eine Gabelung entsteht: dass sie unabhängig von den Blättern sind, folgert der genannte Forscher aus der Thatsache, dass die oft mehrere Zoll langen blattlosen Stammenden von Pteris aquilina sich regelmässig gabeln; diese Gabelzweige sind hier und in vielen anderen Fällen nicht axillär, und wo sie bei anderen Farnen axillär erscheinen, da lässt sich mit Hofmeister annehmen, dass die Gabelung unmittelbar vor einem jüngsten Blatt stattgefunden hat, und dass der vor dem Blatte stehende Gabelzweig sich weniger entwickelte, während der andere (den Hauptstamm fortsetzend) kräftiger ausgebildet wurde: es würde sich also, mit anderen Worten, die scheinbar axilläre Verzweigung mancher Farne als eine Folge der sympodialen Ausbildung dichotomischer Verzweigungen, die in der Insertionsebene der Blätter stattfinden, auffassen lassen. Die Verzweigung am Ende des Stammes braucht auch nicht in derselben Ebene mit der Insertion des nächstvorhergehenden Blattes einzutreten; alsdann steht der Zweig seitlich neben dem Blatt am Stamme; dahin würde die extraaxilläre Zweigbildung der Hymenophyllaceen mit zweireihigen Blättern (nach der Beschreibung von Mettenius) gehören. — Was die Farne von den axillär verzweigten Phanerogamen, zumal den Angiospermen, unterscheidet, ist die Seltenheit der Endverzweigungen; während bei diesen jede Blattaxel wenigstens in der vegetativen Region eine Knospe trägt, finden sich auch die scheinbar axillären Zweige kriechender Farne mit langen Internodien meist nur in grösseren Entfernungen, mit Uebergehung oft zahlreicher zwischenliegender Blätter; bei Farnen mit langsamer Verlängerung des Stammes und beträchtlichem Umfang der Scheitelregion, also vorwiegend bei den aufstrebenden oder aufrechten, wie Aspidium filix mas und den Baumfarnen, ist die Endverzweigung des Stammes auf ein Minimum reducirt, sie findet gar nicht oder nur in abnormen Fällen statt.

Von der normalen Endverzweigung des Stammes ist zu unterscheiden die Bildung neuer Sprosse aus Blattstielbasen, die mit dem Stamme selbst genetisch Nichts zu thun hat, ebenso wenig wie die Bildung der Adventivsprosse aus der Lamina der Blätter (s. unten).

Das Wachsthum des Blattes ist ein streng basifugales Spitzenwachsthum, dem auch die weitere Ausbildung in basifugaler Richtung folgt; zuerst wird

[1] Vergl. Hofmeister: Allgem. Morphologie, p. 509 u. bot. Zeitg. 1870, p. 441.

der Stiel angelegt, am Scheitel desselben beginnt die Lamina erst später sich zu zeigen, ihre untersten Theile werden zuerst, ihre höheren der Reihenfolge nach basifugal angelegt. Sehr merkwürdig ist die ausserordentliche Langsamkeit dieses Wachsthums, die nur noch bei den Ophioglosseen ihres Gleichen findet. Bei älteren Pflanzen von Pteris aquilina wird das Blatt volle zwei Jahre vor seiner Entfaltung angelegt; im Anfang des zweiten Jahres ist nur erst der etwa einen Zoll hohe Stiel vorhanden, der bisher mit einer Scheitelzelle (die sich durch alternirend schiefe Wände theilt) fortwuchs, im Sommer des zweiten Jahres erst entsteht am Scheitel dieses stabförmigen Körpers die Lamina, die man dann als ein winziges Plättchen unter den langen Haaren verborgen findet; sie biegt mit ihrer Spitze sofort abwärts, und hängt wie eine Schürze von dem Scheitel des Stiels herab (Fig. 301, *B*, *C*, *D*): sie wächst nun unterirdisch so weit heran, dass sie im dritten Frühjahr, wenn sie durch die Streckung des Stiels über den Boden erhoben wird, sich nur zu entfalten braucht. — Auch die sämmtlichen Blätter einer Rosette von Aspidium filix mas sind schon zwei Jahre vor ihrer Entfaltung angelegt; auch hier bildet sich im ersten Jahr der Blattstiel und an den ältesten Blättern der jungen Rosette die erste Anlage der Lamina.

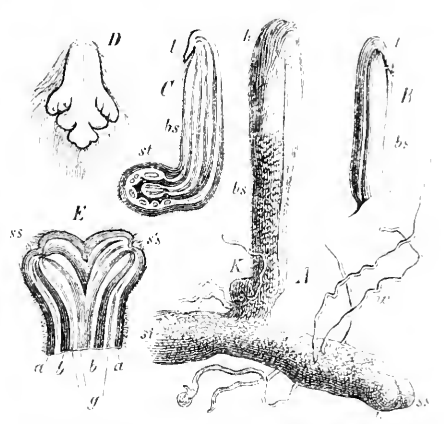



Fig. 301. Pteris aquilina: *A* das Ende eines Stammes *st*, dessen Scheitel bei *ss* liegt, neben diesem bei *b* eine junge Blattanlage, *bs* der Stiel eines Blattes im zweiten Jahre, bei *h* dessen durch Haare verhüllte Lamina; *K* eine Knospe am Rücken des Blattstiels; *w* Wurzeln. — *B* junges Blatt im zweiten Jahre, *bs* sein Stiel, *l* seine kleine Lamina von den Haaren befreit. — *C* Längsschnitt eines solchen Blattes mit dem Querschnitt des Stammes *st* zusammenhängend, *bs* und *l* wie bei *B*. — *D* die etwa 5mal vergr. Lamina eines Blattes im zweiten Jahre von vorn (d. h. von der Oberseite) gesehen: es sind die ersten Lacinien angelegt. — *E* der horizontale Längsschnitt einer Gabelung des Stammes; *ss*, *ss'* die beiden Scheitel, *aa* braune Hautgewebe, *bb* braunes Sclerenchym, *g* Fibrovasalstränge (*A*, *B*, *C* in nat. Gr.).

Am auffallendsten tritt aber das basifugale Spitzenwachsthum der Lamina der Farnblätter dann hervor, wenn es, ohne einen bestimmten Abschluss zu erreichen, lange Zeit stetig fortschreitet, während die unteren Theile der Lamina schon längst völlig entwickelt sind, wie bei Nephrolepis. Die schon oben erwähnte periodische Unterbrechung des Spitzenwachsthums der Lamina findet sich bei vielen Gleichenien und Mertensien, wo die Entwickelung der Blätter über dem ersten Fiederpaar (und zwar bei vielfacher Fiederung oft in mehreren Graden der Verzweigung wiederholt) stehen bleibt, so dass die Spitze, scheinbar eine Knospe in der Gabeltheilung bildend, entweder für immer unentwickelt zurückbleibt oder erst in einer folgenden Vegetationsperiode und dann auf dieselbe Weise wieder nur unvollständig sich entwickelt; es scheint sich diese absatzweise Entwickelung der Blätter auf viele Jahre hinaus erstrecken zu können (Braun: Verjüngung 123). Nach Mettenius ist die Spreite mancher Hymenophyllaceen einer unbegrenzten Fortbildung fähig und innovirt alljährlich: auch die primären Zweige der Blattspreite von Lygodium bleiben nach der Bildung von je zwei Fiedern zweiter Ordnung am Ende in einem knospenähnlichen Zustand, während die Mittelrippe des Blattes unbegrenzt fortwachsend einen schlingenden Stengel nachahmt.

Die Verzweigung der Blattspreiten der Farne ist nicht selten im entwickelten

Zustand gabelig, wie bei Platycerium, Schizaea u. a.: aber auch die gefiederten Blattformen führt Hofmeister auf der Anlage nach dichotomische Verzweigungen zurück, die bei weiterer Ausbildung sympodial werden, indem abwechselnd ein rechter und linker Gabelzweig schwächer wächst und die seitlichen Lacinien bildet, während die geförderten Zweige als Scheinaxe die Mittelrippe des Blattes oder eines Blattzweiges darstellen.[1])

Die Bildung der nicht durch Endverzweigung des Stammes entstehenden Adventivknospen ist bei den Farnen an die Blätter gebun-

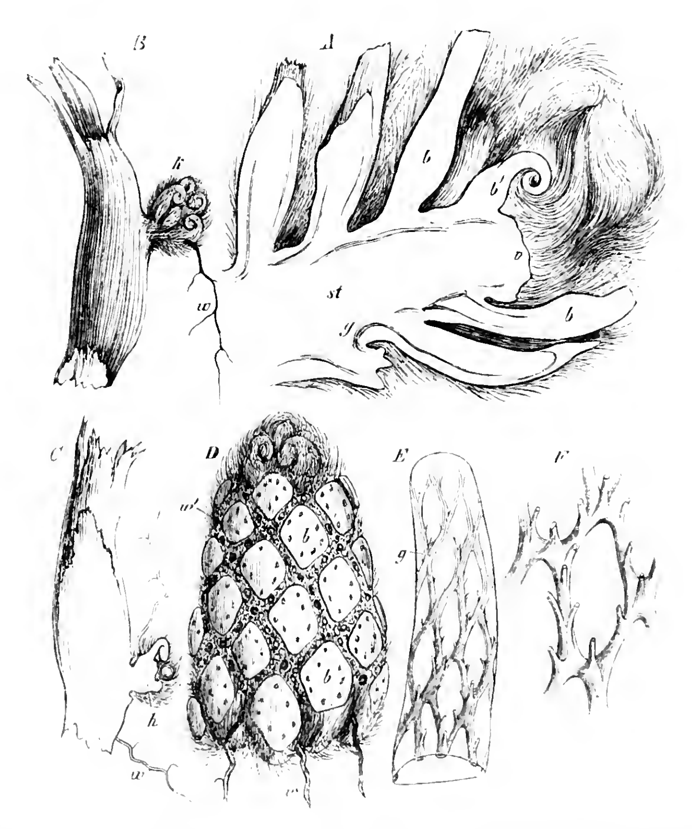



Fig. 302. Aspidium filix mas: *A* Langschnitt durch ein Stammende; *v* die Gegend des Scheitels des Stammes *st*; *b b* die Blattstiele, *b'* ein junges noch eingerolltes Blatt, die übrigen durch lange Spreuhaare verhüllt; *g* Fibrovasalstränge. *B* ein Blattstiel derselben Pflanze abgebrochen, bei *k* eine mit mehreren Blättern versehene Knospe tragend; *w* eine Wurzel dieser Knospe. — *C* ein ähnlicher Blattstiel längs durchschnitten, bei *w* eine Wurzel, bei *h* eine Knospe tragend. — *D* ein Stammende, dessen Blattstiele abgeschnitten sind (nur die jüngsten Blätter der Endknospe sind erhalten), um die Anordnung der Blätter zu zeigen; zwischen Stielen *b b* sind die Räume mit zahlreichen Wurzeln *w*, *w'* erfüllt, die sämmtlich aus den Stielen selbst entspringen. *E* ein Stammende, dessen Rinde abgeschält ist, um das Netz von Fibrovasalsträngen *g* zu zeigen. — *F* eine Masche dieses Netzes wenig vergrössert; man sieht die Basalstücke der in die Blätter austretenden Stränge.

den. Diese Knospen erscheinen auf dem Blattstiel oder auf der Lamina selbst. Die blattstielbürtigen Sprosse von Pteris aquilina (Fig. 301) stehen am Rücken

1) Es ist hierbei übrigens zu beachten, dass der gen. Autor den Begriff der Dichotomie in einem viel weiteren Umfang anwendet, als es sonst geschieht; neue Untersuchung zahlreicherer Arten wäre sowohl bezüglich der Blattbildung wie der Endverzweigung des Stammes sehr zu wünschen.

einzelner Blattstiele nahe der Basis; bei Aspidium filix mas (Fig. 302) entspringen sie ziemlich hoch über der Insertion meist an einer der seitlichen Kanten des Blattstiels; sie entstehen in beiden Fällen nach Hofmeister schon an dem jungen Blattstiel vor der Anlage seiner Lamina und vor der Differenzirung seiner Gewebe; eine einzige, oberflächliche Zelle des Blattstiels ist die Mutterzelle des neuen Sprosses; indem das umgebende Blattstielgewebe wallartig sie umwuchert, können sie bei Pteris in eine tiefe Einsenkung sich zurückziehen, wo sie zuweilen längere Zeit ruhen; der Blattstiel bleibt auch dann, wenn das Blatt längst abgestorben ist, bis über die Knospe hinaus saftig und mit Nährstoffen erfüllt, und bei Aspidium filix mas findet man nicht selten kräftige Stämme mit zahlreichen Blättern an ihrem Hinterende noch verbunden mit dem Blattstiel eines älteren Stammes. In manchen Fällen, wie bei Struthiopteris germanica, werden die blattstielbürtigen Knospen zu langen unterirdischen Ausläufern, die mit Schuppenblättern besetzt am Ende sich aufrichten und eine Laubblattkrone über dem Boden entfalten: bei Nephrolepis undulata schwellen sie am Ende knollig an. — Aus der Lamina entspringen Adventivknospen, besonders bei vielen Asplenien; bei Aspl. furcatum z. B. oft in grosser Zahl mitten aus der oberen Fläche der Lacinien, bei Aspl. decussatum aus der Basis der Fiedern (oder axillär an der Mittelrippe?); Ceratopteris thalictroides erzeugt nicht selten in allen Winkeln der zertheilten Blätter Knospen, die zumal dann, wenn man das abgeschnittene Blatt auf feuchten Boden legt, rasch austreiben und zu kräftigen Pflanzen heranwachsen. Nach Hofmeister entstehen auch diese Knospen aus oberflächlichen Zellen des Blattes. — Lange, herabhängende Blätter mancher Farne legen ihre Spitze auf die Erde, bewurzeln sich und treiben auch hier zuweilen neue Sprossen (Chrysodium flagelliferum, Woodwardia u. a.)

Die Wurzeln. Im Allgemeinen bildet der Stamm, indem er fortwächst, auch in acropetaler Folge immer neue Wurzeln, die bei den kriechenden Arten ihn sofort an der Unterlage befestigen; bei Pteris aquilina erscheinen die neuen Wurzeln dicht hinter dem Scheitel, und hier wie bei Aspidium filix mas treten sie auch aus den noch sehr jungen »Adventivknospen« der Blattstiele hervor. Es wurde auch oben schon erwähnt, dass bei der letztgenannten Pflanze, wenn im erwachsenen Zustand ihr Stamm mit Blattstielen völlig bedeckt ist, sämmtliche Wurzeln aus diesen, nicht aus dem Stamme entspringen; bei den Baumfarnen ist zumal der untere Theil des aufrechten Stammes von dünnen Wurzeln ganz bedeckt, die abwärts wachsend, eine mehrere Zoll dicke Hülle bilden, bevor sie in die Erde eindringen und so dem Stamme eine breite Basis geben, obgleich er gerade hier viel dünner ist; aber auch an den oberen Partien sind die Wurzeln zahlreich. Bei kleinen Pflanzen sind sie sehr dünn, bei grossen Stöcken erreichen sie etwa 1—2 Mm. Dicke, sie sind cylindrisch, gewöhnlich mit zahlreichen Wurzelhaaren filzig bekleidet und braun bis schwarz gefärbt. — Die Wachsthumsgeschichte der Farnwurzeln wurde von Nägeli und Leitgeb (Sitzungsber. der bayr. Ak. der Wiss. 1865. 15 Dec.) studirt. Die Scheitelzelle ist dreiseitig pyramidal mit gleichseitiger Scheitelfläche; die durch gewölbte Querwände abgeschnittenen Segmente der Haube (die Kappen) zerfallen zunächst in je vier kreuzweise gestellte Zellen, so dass die Kreuze in den successiven Kappen um 45° alterniren; jede der vier Zellen einer Kappe zerfällt dann in zwei äussere und eine innere (centrale), so dass die Kappe nun aus vier in ein Kreuz gestellten inneren und acht

äusseren Zellen gebildet ist: dann können noch weitere Theilungen folgen: die mittleren Kappenzellen wachsen schneller in axiler Richtung und können sich durch Querwände theilen, wodurch die Kappe in der Mitte zweischichtig oder mehrschichtig wird. Auf die Bildung einer Kappe folgt gewöhnlich die Bildung dreier Wurzelsegmente, bevor eine neue Kappe gebildet wird: die Wurzelsegmente liegen, entsprechend der dreiseitigen Scheitelzelle, in drei geraden Längsreihen. Jedes der dreieckig tafelförmigen Segmente nimmt ein Drittel des Wurzelumfangs ein und theilt sich zuerst durch eine radiale Längswand in zwei ungleiche Hälften: der Querschnitt der Wurzel zeigt nun sechs Zellen (Sextanten), von denen drei sich im Centrum berühren, während die drei anderen nicht ganz bis zum Mittelpunct reichen. Jede dieser sechs Zellen theilt sich dann durch eine tangentiale (mit der Oberfläche parallele) Wand in eine innere und eine äussere Zelle: die innere gehört dem Fibrovasalstrang an, der also aus sechs um den Mittelpunct gelagerten Zellen entsteht, während die sechs äusseren Zellen die Anlagen der Rinde darstellen (vergl. Buch I, p. 147).

Die Farnwurzeln verzweigen sich gleich denen der Equiseten monopodial. die Seitenwurzeln entstehen in acropetaler Folge auf der Aussenseite der primordialen Gefässstränge, also meist zweireihig, selten drei- und vierreihig. Die Mutterzellen der Seitenwurzeln gehören der innersten Rindenschicht an und sind von dem Gefässstrang der Mutterwurzel durch das Pericambium getrennt; die Wurzelanlagen treten schon nahe dem Scheitel auf, wenn die Gefässe noch nicht vorhanden sind. Adventive Seitenwurzeln (hinter schon vorhandenen entstehend) giebt es nicht. Die Mutterzelle einer Seitenwurzel bildet zunächst durch drei schiefe Theilungen ihre dreiseitige pyramidale Scheitelzelle, dann wird von dieser die erste Haubenkappe gebildet. Entstehen in der Seitenwurzel zwei Primordialgefässstränge, so liegen sie bezüglich der Mutterwurzel rechts und links. Die Rinde der Mutterwurzel wird einfach durchbrochen, eine Wurzelscheide nicht gebildet.

Sehr mannigfaltig sind die Trichome der Farne gebildet: nicht nur an den Wurzeln selbst, sondern auch an unterirdischen Stämmen und Blattstielbasen entstehen echte Wurzelhaare, einfache, ungegliederte Schläuche (Pteris aquilina, Hymenophyllaceen); an oberirdisch kriechenden Stämmen und an ihren Blattstielen fallen die zahlreichen, meist bräunlich oder dunkelbraun gefärbten, bald absterbenden (rauschenden) flächenförmigen, vielzelligen Haare auf, die als Spreuhaare bezeichnet wurden, die Knospentheile oft ganz verhüllen und 1—6 Centim. Länge erreichen (Polypodium, Cibotium u. a.); auf der Lamina erscheinen zuweilen lange starke Borsten (Acrostichum crinitum), häufig feine, zarte Gliederhaare.

Die Sporangien der Farne sind kleine rundliche Kapseln, welche bei den Polypodiaceen und Cyatheaceen lang gestielt, bei den anderen aber sitzend sind. Die Kapselwand besteht im reifen Zustand aus einer Zellenschicht: eine quer oder schief oder längslaufende Zellreihe derselben ist eigenthümlich ausgebildet und wird dann als Ring bezeichnet, durch dessen Contraction bei der Austrocknung die Kapsel (rechtwinkelig zur Ebene des Ringes) aufreisst; oder es ist statt des Ringes eine scheitelständige oder seitliche Gruppe von Wandungszellen der Kapsel in ähnlicher Weise ausgebildet.

Die Sporangien sind gewöhnlich in Gruppen vereinigt, jede Gruppe wird als Sorus bezeichnet; der Sorus enthält entweder eine geringe, bestimmte Anzahl oder eine grosse, unbestimmte Zahl von Sporangien und zwischen diesen häufig noch zarte gegliederte Haare, die Paraphysen; häufig wird der ganze Sorus von einer Excrescenz der Epidermis, dem ächten Indusium, wie von einem Dach bedeckt, oder wie von einem Kelch umgeben oder selbst ganz wie von einer Fruchtkapsel eingeschlossen; in anderen Fällen besteht das »unächte Indusium« aus einem Auswuchs des Blattgewebes selbst und ist dann mehrschichtig, selbst Spaltöffnungen tragend, oder die Bedeckung des Sorus kommt einfach dadurch zu Stande, dass der Blattrand sich über ihn zurückschlägt oder einrollt; bei den Lygodien ist jedes einzelne Sporangium von einer taschenförmigen Wucherung des Blattgewebes, wie von einer Bractee verhüllt. — Sori bilden sich gewöhnlich nicht auf allen Blättern der erwachsenen Pflanze, zuweilen wechseln Gruppen fertiler mit Gruppen steriler Blätter in regelmässiger Periodicität, wie bei Struthiopteris germanica; zuweilen sind die Sori in gleichartiger Weise über die ganze Lamina vertheilt, in anderen Fällen an bestimmte Abschnitte derselben gebunden. Die fertilen Blätter können den sterilen im Uebrigen gleich sein oder sich von diesen auffallend unterscheiden; Letzteres wird nicht selten dadurch bewirkt: dass die Entwickelung des Mesophylls zwischen und neben den fertilen

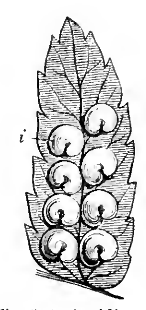



Fig. 303. Aspidium filix mas: Unterseite einer Lacinie der Lamiua, acht Indusien zeigend (*i*); 2mal vergr.

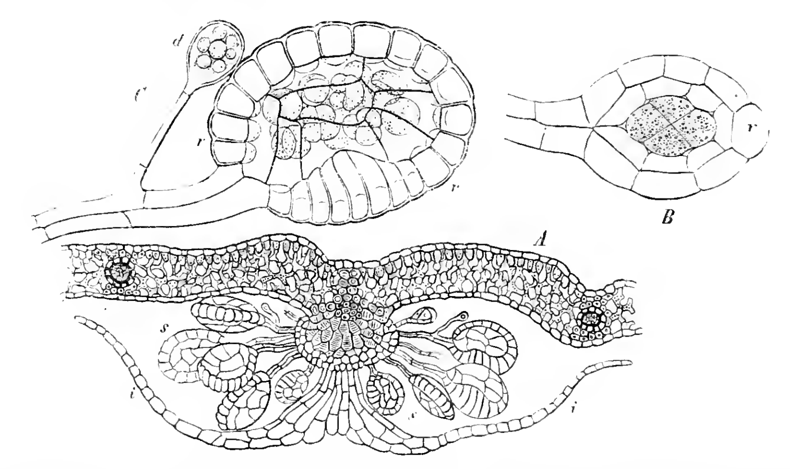



Fig. 304. Aspidium filix mas. — *A* Querschnitt des Blattes mit einem aus den Sporangien *s* und dem Indusium *i i* bestehenden Sorus; rechts und links im Mesophyll des Blattes je ein kleiner Fibrovasalstrang, dessen Gefässbündelscheide an den nach innen gekehrten Wänden die dunkelbraunen Verdickungen zeigt. — *B* junges Sporangium, der Ring desselben steht senkrecht auf der Papierebene, *r* seine oberste Zelle; im Inneren sind'vier Zellen sichtbar, die aus der Theilung der Centralzelle entstanden sind. — *C* Seitenansicht eines fast reifen Sporangiums, *r r* der Ring, *d* die gestielte, dieser Art eigenthümliche Drüse; in der Kapsel scheinen die jungen, eben gebildeten Sporen durch.

Nerven ganz oder theilweise unterbleibt: das fertile Blatt oder der fertile Theil eines solchen erscheint dann wie eine mit Sporangien besetzte Aehre oder Rispe (Osmunda, Aneimia). — Gewöhnlich entstehen die Sporangien auf den Blatt**nerven** und zwar auf der Unterseite der Lamina: bei den Acrostichaceen aber nehmen sie ihren Ursprung sowohl von den Nerven, wie von dem Mesophyll: sie

bedecken bei Olfersia beide Blattflächen zu den Seiten der Mittelrippe oder nur die Unterseite, wie bei Acrostichum. — Wenn, wie gewöhnlich, die Nerven die alleinigen Träger der Sporangien sind, so können diese dem sterilen Nerven gleich sein, oder die fertilen Nerven erfahren an den Stellen, wo sie die Sori tragen, verschiedene Veränderungen, sie schwellen polsterartig an (bilden ein Receptaculum), oder sie treten über den Blattrand vor, wie bei den Hymenophyllaceen. Der Sorus kann dem Ende eines Nerven aufsitzen, der dann nicht selten zwei Gabeläste treibt, in deren Winkel der Sorus sitzt, oder er tritt als dorsaler Sorus hinter dem Nervenende hervor, oder der Sorus läuft an der Seite des Nerven auf längere Strecken hin; zuweilen verlaufen die fertilen Nerven dicht neben dem Blattrande, in anderen Fällen neben der Mittelrippe der Lamina u. s. w.

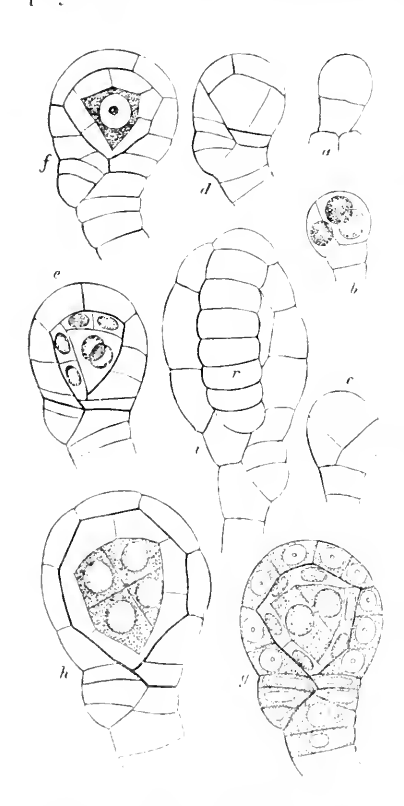



Fig. 305. Entwickelung des Sporangiums von Asplenium Trichomanes; Reihenfolge nach den Buchstaben *a* bis *i*. — Bei *i* ist *r* der Ring, die anderen Figuren sind im optischen Längsschnitt gesehen, ihr Ring würde senkrecht auf dem Papier stehen (Vergr. 550).

Die Entwickelung des Sporangiums[1] ist nur bei den Polypodiaceen genauer bekannt; es entsteht aus einem papillenförmigen Auswuchs einer der Epidermiszellen, welche den Keimboden des Sorus bilden. Vor der Sporangiumanlage wird die betreffende Epidermiszelle noch einmal kreuzweis getheilt; die genannte Papille wird durch eine Querwand abgeschnitten, worauf nach weiterer Verlängerung in der so gebildeten Mutterzelle des Sporangiums eine Querwand auftritt; die untere Zelle liefert den Stiel, die obere die Kapsel des Sporangiums. Die Stielzelle verwandelt sich durch intercalare Quertheilungen und Längswände in meist drei Zellreihen; die ungefähr halbkugelige Mutterzelle der Kapsel wird zunächst durch vier successive, schiefe Theilungen in vier planconvexe Wandungszellen und eine tetraëdrische Innenzelle umgewandelt; in jenen erfolgen noch weitere Theilungen senkrecht zur Oberfläche, während die Innenzelle noch einmal vier tafelförmige Segmente bildet, welche parallel den äusseren Wandungszellen liegen. Auch diese inneren Wandungszellen theilen sich senkrecht auf die Oberfläche der Kapsel und können auch in zwei Schichten zerfallen, die wir mit Juranyi als den Mantel der Centralzelle auffassen wollen. Die Zellen der Wandschicht, aus denen der Ring hervorgehen soll, theilen sich noch weiter durch auf der Oberfläche des Sporangiums und auf der Mittellinie des Ringes senkrechte, unter sich parallele Wände, bis die bestimmte Zellenzahl des Ringes erreicht ist; sie treten dann über die Ober-

1) In demselben Sorus findet man, wenn die ersten Sporangien reifen, alle Entwickelungsgrade der jüngeren daneben.

fläche der Kapsel gewölbt hervor. Während nun ferner die tetraëdrische Centralzelle durch successive Zweitheilungen die Mutterzellen der Sporen bildet, werden die Zellen der Mantelschichten aufgelöst, der innere Raum des Sporangiums dadurch und durch das Flächenwachsthum der äusseren Wandschicht bedeutend erweitert, so dass der Complex der Mutterzellen (nach Russow sind es gewöhnlich sechszehn) ganz frei in der das Sporangium erfüllenden Flüssigkeit schwimmt (Fig. 304). Ueber die Entwickelung der Sporangien der anderen Farnfamilien ist wenig bekannt; nach Russow findet sie bei Alsophila (Cyatheaceen) in derselben Weise wie bei den Polypodiaceen statt, während bei Aneimia und Mohria (Familie der Schizaeaceen) seiner Beschreibung und Abbildung nach die einzelnen Sporangien vor der Differenzirung der Epidermis aus je einer Zelle entstehen, die man als den Anfang einer Blattlacinie betrachten darf. Die Sporangien der Schizaeaceen sind demnach keine Trichome und dürften vielleicht Uebergangsformen zu denen der Ophioglosseen darstellen; die der Osmundaceen gleichen wahrscheinlich ihrer Anlage nach denen der Schizaeaceen: und in beiden Familien werden auch weit mehr Sporenmutterzellen als im Sporangium der Polypodiaceen gebildet, was ebenfalls an die Ophioglosseen und Marattiaceen erinnert. — Jede Sporenmutterzelle (Fig. 306 *I*) ist bei Aspidium filix mas mit einem deutlichen Kern versehen, nach dessen Auflösung (*II*) zwei neue grosse, helle Kerne auftreten (*III*), zwischen denen zuweilen eine deutliche Trennungslinie zu sehen ist. Nach Auflösung dieser eine beginnende Zweitheilung andeutenden Kerne erscheinen vier neue kleinere Kerne (*IV*), worauf die Mutterzelle in vier Sporenzellen zerfällt (*V*), deren gegenseitige Lagerung, wie Fig. *VI*, *VII*, *VIII* zeigt, verschieden ist. Die Spore umkleidet sich nun mit ihrer Haut,

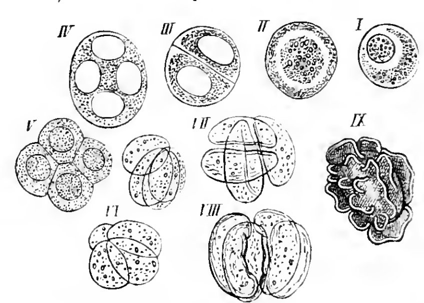


Fig. 306. Sporenentwickelung von Aspidium filix mas (550). Vergl. den Text.

die sich in ein aus Zellstoff bestehendes Endosporium und ein cuticularisirtes, braunes, mit Leisten versehenes Exosporium differenzirt (*IX*); der Inhalt der Spore bildet Chlorophyll. — Bei verschiedenen anderen Polypodiaceen verläuft die Sporenbildung nach Russow insofern etwas abweichend, als die Mutterzelle, ähnlich wie bei der Pollenbildung der Phanerogamen, in vier ziemlich dickwandige Fächer zerfällt (sogen. Specialmutterzellen), worauf der Protoplasmakörper eines jeden Faches sich mit der bleibenden Sporenhaut umgiebt, die Mutterzellhaut mit ihren Fachwänden wird dann aufgelöst. — Sporen der durch Fig. 306 bezeichneten Form werden bilaterale genannt, im Gegensatz zu solchen, welche nach tetraëdrischer Anordnung der vier Kerne in der Mutterzelle entstehen, daher abgerundet tetraëdrisch geformt sind: bei den Hymenophyllaceen, Osmundaceen und Cyatheaceen sollen diese allein vorkommen, bei den anderen Familien bald diese, bald jene.

Die Sporen vieler Polypodiaceen sind durch lang dauernde Keimfähigkeit, aber auch durch sehr langsame Keimung ausgezeichnet; die der Hymenophyllaceen dagegen beginnen ihre Keimung oft schon in der Kapsel.

a) Gewebebildung. Bezüglich der Epidermis wurde schon p. 106 auf die eigenthümliche Entstehung mancher Spaltöffnungen hingewiesen; hervorzuheben ist ferner, dass die Epidermiszellen der Blätter gewöhnlich Chlorophyllkörner enthalten.

Das Grundgewebe des Stammes und der Blattstiele besteht bei manchen Arten (Polypodium aureum, P. vulgare, Aspidium filix mas) ganz aus dünnwandigem Parenchym; bei anderen, wie Gleichenia, Pterisarten und Baumfarnen differenziren sich strangartige, band- oder fadenförmige Partien des Grundgewebes, deren Zellen sich stark verdicken, braunwandig, hart und prosenchymatisch werden; im Stamm von Pteris aquilina Fig. 91 *A* ziehen zwei solcher dicken Sclerenchymbänder *pr* zwischen den inneren und äusseren Fibrovasalsträngen hin, feine Sclerenchymfäden erscheinen auf dem Querschnitt des farblosen Parenchyms als dunkle Puncte; in anderen Fällen, wie bei Polypodium vaccinifolium und den Baumfarnen bilden dunkele Sclerenchymschichten, deren Natur hier zuerst von Mohl richtig erkannt wurde, dicke, sehr feste Scheiden um die Fibrovasalstränge, denen der aufrechte Stamm ganz vorwiegend seine Festigkeit verdankt. — Auch die äussere unter der Epidermis liegende Schicht des Grundgewebes dickerer Stämme und Blattstiele wird oft dunkelbraun und sclerenchymatisch, eine harte, feste Schale bildend; so z. B. wieder bei Pteris aquilina (Fig. 307 *A*, *r*) und den Baumfarnen. Um trotz dieses festen Panzers die Communication der äusseren Luft mit dem inneren, an assimilirten Stoffen reichen Parenchym zu erleichtern, ist diese harte Schale bei Pteris aquilina an den beiden Seitenlinien des Stammes unterbrochen, dort tritt das farblose Parenchym bis an die Oberfläche hervor; bei den Baumfarnen dagegen treten an den Blattkissen Gruben auf, wo das Sclerenchym durch lockeres, pulveriges Gewebe ersetzt ist (Mohl).

Als eine vereinzelte, histologische Eigenthümlichkeit ist hier nebenbei zu erwähnen, dass bei Aspidium filix mas im Grundgewebe des Stammes nach Schacht gestielte, rundliche Drusen vorkommen, die ich auch im grünen Parenchym der Blätter und an den Sporangienstielen derselben Pflanze (Fig. 304 *C*, *d*) aufgefunden habe.

Die Blattspreite besteht nur bei den Hymenophyllaceen aus einer einzigen Zellenschicht, ähnlich wie bei den Laubmoosen; bei allen anderen Farnen ist sie mehrschichtig, zwischen oberer und unterer Epidermis liegt ein schwammiges, chlorophyllreiches Parenchym, das Mesophyll, durchzogen von den Fibrovasalsträngen, welche die Nervatur des Blattes bilden. — Der Verlauf der Nerven ist sehr verschieden; zuweilen verlaufen sie, unter spitzen Winkeln dichotomisch verzweigt, fächerähnlich von unten nach oben und seitwärts, ohne zu anastomosiren und ohne einen stärkeren Mittelnerv zu bilden; häufiger wird die ganzrandige Lamina oder eine Lacinie des gelappten, zertheilten oder gefiederten Blattes von einem deutlichen, wenn auch schwach hervorspringenden Medianus durchzogen, von welchem schwächere Stränge, die sich selbst wieder monopodial oder gabelig verzweigen, entspringen und zu den Seitenrändern hinlaufen; häufig anastomosiren die feineren Nerven ähnlich wie bei den meisten Dicotylenblättern, und theilen die Fläche in Areolen von characteristischem Aussehen.

Die Fibrovasalstränge der Farne sind geschlossen; sie bestehen aus einem Xylemkörper, der ringsum von einer Phloëmschicht eingehüllt ist. Neben einigen engen, in bestimmten Puncten des Querschnitts liegenden Spiralgefässen besteht das Xylem aus gehöft getüpfelten Tracheïden, deren Tüpfel meist querliegenden Spalten gleichen (leiterförmig verdickt), und deren Enden schief abgeschnitten oder spindelförmig zugespitzt sind. Zwischen den Gefässen liegen enge, dünnwandige, im Winter stärkeführende Zellen. Das Phloëm enthält neben engeren parenchymatischen Zellen weite Siebröhren oder Gitterzellen und an der Peripherie enge, bastähnliche, dickwandige Fasern. Der ganze Strang ist von einer Scheide von engeren Zellen (Gefässbündelscheide) umschlossen, die ihrerseits nicht selten von einer Schicht sclerenchymatischer braunwandiger Zellen umgeben ist, deren Wände entweder auf der dem Strang zugekehrten (Platycerium) oder der ihm abgekehrten Seite (Blechnum brasiliense) sehr stark verdickt sind; eine solche Schicht kann leicht für die Strangscheide selbst gehalten werden. — Nicht selten findet sich am Umfang des Phloëms,

aber umgeben von der ächten Strangscheide, eine Zellenschicht oder eine mehrschichtige Lage von Zellen, welche nach Russow gleich der Strangscheide zum Grundgewebe gehört und von ihm als Phloëmscheide bezeichnet wird; es scheint, dass die stärkehaltige Schicht in Fig. 308 zwischen *sg* und *b* eine solche Phloëmscheide darstellt.

In sehr dünnen, fadenförmigen Stämmen, wie denen der Hymenophyllaceen, und in den jugendlichen Pflanzen robusterer Arten verlaufen einzelne axile Stränge. Wenn die Stämme der letzteren erstarkend dicker werden, so tritt an die Stelle des axilen Stranges ein Netzwerk unter sich anastomosirender Stränge, welches in den typischen Fällen einen weitmaschigen Hohlcylinder darstellt, durch den das Grundgewebe des Stammes in eine äussere Rinden- und eine innere Markschicht zerfällt (Fig. 302 *A* und *E*); nicht selten aber treten ausserdem noch isolirt verlaufende Stränge auf; so bei Pteris aquilina zwei mächtige breite stammeigene innerhalb des Markes (*ig* Fig. 307 *A*); bei den Baumfarnen sind zahlreiche feine

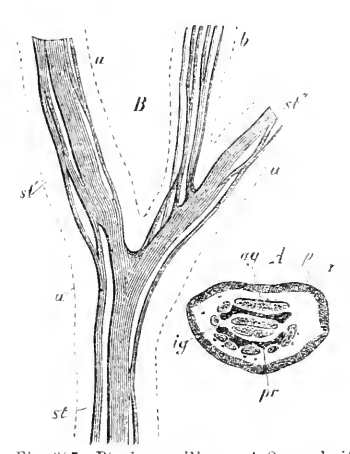



Fig. 307. Pteris aquilina: *A* Querschnitt des Stammes; *r* dessen braune Schale (Sclerenchymschicht unter der Epidermis); *p* farbloses weiches Parenchym des Grundgewebes; *pr* braune Sclerenchymschichten des Grundgewebes; *ig* innere Fibrovasalstränge; *og* oberer breiter Hautstrang der äusseren Bündel. — *B* der frei präparirte obere Fibrovasalstrang des Stammes *st* und seiner Gabeläste *st'* und *st''*; *b* Stränge des Blattstiels; *u u* Umriss der Stammtheile (natürl. Gr.)

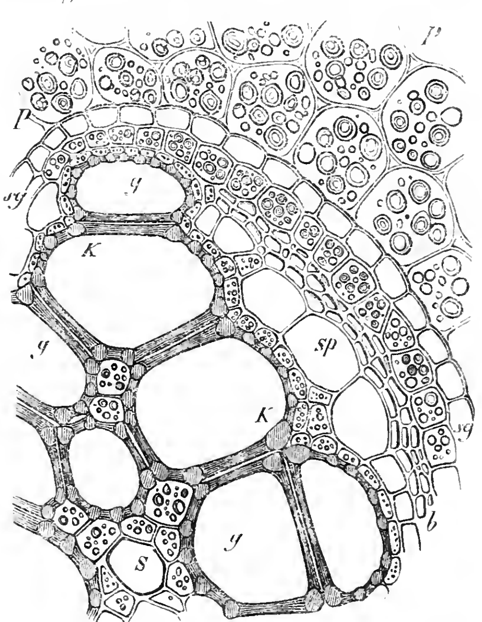



Fig. 308. Ein Viertel des Querschnitts eines Fibrovasalstranges im Stamm von Pteris aquilina mit dem benachbarten stärkeführenden Parenchym *P P*. — *sg* die Gefässbündelscheide; *b* die Bastschicht, *sp* die grossen Siebröhren; *g g* die weiten, leiterförmig verdickten Gefässe; *S* ein Spiralgefäss, umgeben von stärkeführenden Zellen (300).

fadenförmige Stränge im Mark zerstreut, die durch die Maschen der Hauptstränge in die Blattstiele eintreten. Die das erwähnte hohlcylindrische Netz bildenden Hauptstränge sind meist bandförmig, breit und bei den Baumfarnen häufig mit den Rändern nach aussen gekrümmt, so dass sie mit ihren dicken, festen, braunen Sclerenchymscheiden den grössten Theil des Stammumfangs einnehmen. Von den Rändern entspringen die dünneren, fadenförmigen Stränge, welche in den Blattstiel eintreten und um so zahlreicher sind, je dicker dieser ist; auch sie können seitlich zu verschieden geformten Platten verschmelzen oder einzeln neben einander hinlaufen. Der Blattstiel steht immer auf einer Maschenöffnung des Hohlcylinders der Hauptstränge. — Die im Stamm verlaufenden dicken Stränge scheinen sämmtlich stammeigene zu sein; bei Pteris aquilina [1]) fand Hofmeister, dass sie auch an den

1) Ich fand einen Stamm von Pteris aquilina, wo die zwei inneren stammeigenen Stränge seitlich mit einander so verschmolzen sind, dass sie einen Hohlcylinder bilden, der einen Theil des parenchymatischen Grundgewebes als Mark einschliesst.

blattlosen, weit vorgeschobenen Stammenden dieselbe Vertheilung wie an beblätterten Stammstücken zeigen, ein Beweis, dass jene nicht von den Blättern abhängt, wie bei den Phanerogamen; auch lässt sich das Ende der Stränge bis nahe zur Scheitelzelle des Stammes hin verfolgen, an Stellen, wo die nächsten Blattstiele noch keine Stranganlagen besitzen.

b) Zur Systematik. Von den sehr mangelhaft erforschten Osmundaceen und Schizaeaceen ist wenigstens so viel bekannt, dass ihre Sporangien anders als bei den Polypodiaceen und Cyatheaceen entstehen; ihnen schliessen sich vielleicht die Gleicheniaceen mit ihren sitzenden Sporangien an. Die Hymenophyllaceen weichen in sehr vielen Beziehungen von den anderen Farnen ab, sie scheinen durch ihre Sori sogar auf die Salviniaceen hinzuweisen. So scheint es, als ob die hier behandelte Ordnung in drei Gruppen zerfiele, worüber weitere Forschung entscheiden muss. Vorläufig gebe ich den angeregten Bedenken durch folgende Aufzählung Ausdruck:

Reihe *A*: die Sporangien, sitzend oder kurz gestielt, sind wahrscheinlich nicht Erzeugnisse von Epidermiszellen.

Familie 1) Osmundaceen: Bei Osmunda sind die Sporangienstände rispenförmige, mesophyllfreie Lacinien der Blätter; bei Todea sind die fertilen Blätter den sterilen ähnlich. Die kurzgestielten, unsymmetrisch rundlichen Sporangien tragen auf der einen Seite des Scheitels eine Gruppe eigenthümlich geformter Zellen und springen auf der anderen Seite longitudinal auf. Der sehr dicht bewurzelte kurze Stamm bildet eben solche Seitentriebe.

Familie 2) Schizaeaceen: ausser bei Mohria, wo die Sporangien neben dem über sie zurückgeschlagenen Rande der Blattunterseite sitzen, sind die die Sporangien tragenden Lacinien ähren- oder rispenförmig; bei Schizaea und Lygodium sitzen die Sporangien auf der Unterseite sehr verschmälerter Lacinien zweireihig, jedes einzelne von Lygodium ist von einem taschenförmigen Indusium bedeckt; bei Aneimia bilden die beiden untersten Auszweigungen der Lamina langgestielte Rispen ohne Mesophyll, an deren letzten Zweigen die Sporangien so entstehen, als ob sie metamorphosirte Blattlacinien wären. Die eiförmigen oder birnförmigen Sporangien sind sitzend, den Scheitel nimmt eine kappenförmige Zone eigenthümlich geformter Zellen ein; Dehiscenz longitudinal. Der Stamm (auch bei Lygodium?) scheint sich nicht zu verzweigen, ist sehr schwach entwickelt; Blattstiele nur von einem Strang durchzogen; Blätter von Lygodium einem schlingenden Stamme ähnlich.

Familie 3) Gleicheniaceen: die ungestielten Sporangien, meist zu 3 oder 4 in einem Sorus ohne Indusium auf der Rückseite gewöhnlicher Blätter, mit einem vollständigen, die Mitte umlaufenden queren Ring und longitudinaler Dehiscenz. Stamm ein dünnes kriechendes Rhizom, Blätter mit eigenthümlicher Innovation der Blattspreite.

Reihe *B*: die Sori entstehen auf einer aus dem Blattrand hinausragenden Columella, welche von einem becherförmigen Indusium umgeben ist.

Familie 4) Hymenophyllaceen: Die Sporangien haben einen schiefen oder querliegenden, vollständigen Ring, springen daher mit einem Längsriss auf und entstehen auf einer über den Blattrand hinausragenden Verlängerung der fertilen Nerven (der Columella), welche von einem becherförmigen Indusium umgeben ist. — Das Mesophyll der Blätter besteht meist aus einer einzigen Zellenschicht und ist dann selbstredend frei von Spaltöffnungen, die aber bei Loxosoma auf dem mehrschichtigen Blatt sich finden. — Der häufig kriechende Stamm ist meist sehr dünn und mit einem axilen Fibrovasalstrange versehen. — Aechte Wurzeln treten nicht bei allen Arten auf; wo sie fehlen, ist der Stamm selbst mit Wurzelhaaren bekleidet; als wurzellos wurden von Mettenius eine grosse Zahl von Trichomanesarten erkannt, und in diesen Fällen nehmen die Verzweigungen des Stammes ein täuschend wurzelähnliches Aussehen an. Die Axen eilen der Entwickelung der Blätter weit voraus, gewöhnlich haben mehrere Internodien ihr Wachsthum völlig abgeschlossen, während die zugehörigen Blätter noch sehr klein sind; solche scheinbar (oder wirklich?) blattlose Sprosse verzweigen sich oft noch vielfach. — Auch die Gewebebildung

dieser Familien zeigt viel Eigenthümliches, worüber Mettenius (Hymenophyllaceae l. c.) nachzusehen ist. — Das fertile, über den Blattrand hinausragende Ende der Blattnerven (die Columella) verlängert sich durch intercalares Wachsthum, und dem entsprechend werden die neu hinzukommenden Sporangien in basipetaler Folge erzeugt; sie sind schraubenlinig an der Columella angeordnet. — Die sitzenden (?) Sporangien sind biconvex, mit der einen Convexität der Columella angeheftet; der beide Convexitäten trennende Ring ist meist schräg und theilt den Umfang in ungleiche Hälften, er springt wulstartig hervor; bei Loxosoma sind die Sporangien birnförmig und deutlich gestielt. Paraphysen kommen nur bei manchen Hymenophyllumarten vor.

Reihe *C*: die lang oder kurz gestielten Sporangien entstehen aus einzelnen Epidermiszellen.

Familie 5) Cyatheaceen: die Sporangien mit vollständigem, schiefem, excentrischem Ring stehen kurz gestielt auf einem oft weit emporragenden Receptaculum, einen meist dicht gedrängten Sorus bildend, dieser nackt oder von einem becherförmigen, zuweilen eine geschlossene Kapsel bildenden Indusium umgeben. Die Gattungen Cibotium, Balantium, Alsophila, Hemitelia, Cyathea erzeugen sogen. Baumfarne, senkrechte hohe, unverzweigte, mit Wurzeln oft dick überzogene Stämme, die oben eine Rosette meist feingefiederter grosser Blätter tragen.

Familie 6) Polypodiaceen: Die Sporangien auf der Unterseite der meist unveränderten Blätter sehr zahlreich, mit einem verticalen unvollständigen Ring und transversaler Dehiscenz. In der sehr artenreichen Familie unterscheidet Mettenius folgende Abtheilungen:

a) Acrosticheen: der Sorus bedeckt Mesophyll und Nerven der Unterseite oder beider Seiten oder sitzt auf einem verdickten Receptaculum, welches am Nerven hinläuft; ohne Indusium. (Acrostichum, Polybotrya.)

b) Polypodieen: der Sorus occupirt entweder den Längslauf der Nerven oder besondere Anastomosen derselben oder den Rücken oder das verdickte Ende eines Nerven; der Sorus ist nackt, sehr selten mit seitlichem Indusium. (Polypodium, Adianthum, Pteris).

c) Asplenieen: Sorus einseitig am Lauf der Nerven, durch ein seitliches Indusium gedeckt, selten ohne Indusium; oder der Sorus überschreitet an der Spitze den Rücken der Nerven und wird von einem diesem entspringenden Indusium bedeckt, oder der Sorus occupirt eigenthümliche Anastomosen der Nerven und ist einseitig mit einem an der Nervenseite freien Indusium bedeckt; Blattstiel nicht articulirt. (Blechnum, Asplenium, Scolopendrium).

d) Aspideen: der Sorus ist dorsal, mit Indusium, selten terminal und ohne Indusium. (Aspidium, Phegopteris).

e) Davallieen: Sorus terminal oder gabelständig, mit Indusium oder an einem intramarginalen anastomotischen Nervenbogen und mit einem am äusseren Rande freien, becherförmigen Indusium bedeckt. (Davallia, Nephrolepis).

## Ordnung III. Die Rhizocarpeen [1]).

1) Die geschlechtliche Generation der Rhizocarpeen entwickelt sich aus zweierlei Sporen; die kleinen Sporen erzeugen die Spermatozoiden, sind also

---

1) G. W. Bischoff: Die Rhizocarpeen und Lycopodiaceen. (Nürnberg 1828). — W. Hofmeister: Vergl. Untersuchungen. 1851. p. 103. — Derselbe: Ueber die Keimung der Salvinia natans (Abh. d. k. Sächs. Ges. d. Wiss. 1867. p. 665). — Pringsheim: Zur Morphologie der Salvinia natans (Jahrb. f. wiss. Bot. III. 1863). — J. Hanstein: Ueber eine neuholl. Marsilia (Monatsber. der Berliner Akad. 1862). — Derselbe: Befruchtung und Entwickelung der Gattung Marsilia (Jahrb. f. wiss. Bot. IV. 1865). — Derselbe: Pilulariae globuliferae generatio cum Marsilia comparata (Bonn 1866). — Nägeli und Leitgeb: Ueber Entstehung und Wachsthum der Wurzeln bei den Gefässkryptogamen (Berichte der bayerischen Akad. der Wissenscb. 1866. 15. December und Nägeli's Beitr. zur wiss. Bot. IV. 1867). — Millardet: le prothallium male des Cryptogames vasculaires (Strasbourg 1869). — A. Braun: Ueber Marsilia und Pilularia.

männlichen Geschlechts; die grossen, welche jene an Masse um das Mehrhundertfache übertreffen, erzeugen ein kleines Prothallium, welches sich von ihnen niemals trennt und ein oder mehrere Archegonien bildet; die Makrosporen können daher selbst als weiblich bezeichnet werden.

Die Entwickelung der Spermatozoiden wird bei der Gattung Salvinia durch die Bildung eines sehr rudimentären, männlichen Prothalliums eingeleitet. Die Mikrosporen liegen hier, wie bei Azolla (deren Keimung unbekannt ist), in einer das ganze Mikrosporangium erfüllenden Masse körnigen, schaumigen, verhärteten Schleims eingebettet und werden nicht entleert; jede von ihnen treibt

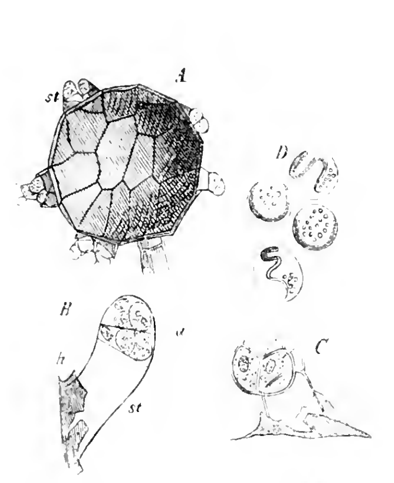



Fig. 309. Salvinia natans: *A* ein ganzes Mikrosporangium mit durchbrechenden Mikrosporenschläuchen *st*, etwa 100mal vergr. — *B* einer dieser Schläuche *st* aus der Mikrosporangienhülle *h* hervortretend und ungefähr 200mal vergr.; *a* das Antheridium noch geschlossen. — *C* Schlauch mit entleertem Antheridium. — *D* Spermatozoiden (500) (nach Pringsheim).

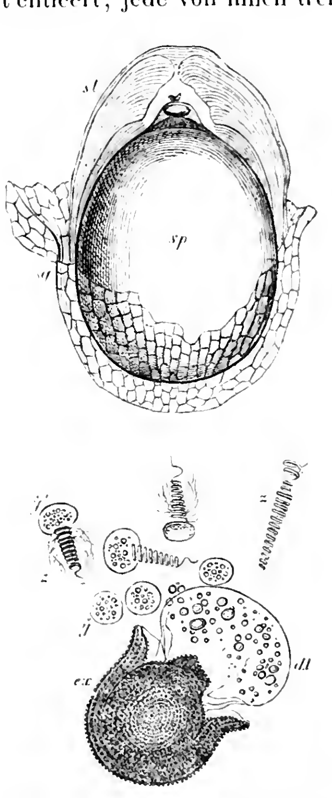



Fig. 310. Marsilia salvatrix; die obere Figur: Makrospore *sp* mit ihrer Schleimhülle *sl* und der im Trichter derselben emporragenden Scheitelpapille, in dieser ein breiter gelblicher Tropfen; *sg* die zerrissene Wand des Makrosporangiums (Vergr. etwa 30mal). — Untere Figur: geplatzte Mikrospore nach Entleerung der Spermatozoiden; *ex* das Episporium, *dl* das ausgetretene Endosporium, Körnchen enthaltend: *z z* die schraubigen Körper der Spermatozoiden, *y y* deren Blasen mit Stärkekörnchen. Die Gallerthülle der Mikrospore ist nicht mehr vorhanden, ihr Exosporium zeigt nicht die hier fälschlicher Weise angedeutete Anordnung der Protuberanzen (550).

aber aus ihrem Endosporium einen Schlauch, der den Schleim und die Wandung des Sporangiums durchbohrt und an seinem gekrümmten Ende eine Querwand bildet (Fig. 309 *A* und *B*); die so erzeugte Endzelle des Schlauchs theilt sich nochmals durch eine schiefe Wand, worauf in den beiden Zellen (die Pringsheim

Monatsber. d. k. Akademie der Wiss. Berlin, August 1870. — E. Russow: Histologie und Entwickelung der Sporenfrucht von Marsilia. Dorpat 1871 und vergl. Unters. Petersburg 1872. — E. Strasburger: über Azolla. Jena 1873. — Juranyi: über die Entwick. der Sporangien und Sporen von Salvinia nat. Berlin 1873.

zusammen als Antheridium bezeichnet) das Protoplasma sich zusammenzieht und durch wiederholte Zweitheilung in vier rundliche Primordialzellen zerfällt, deren jede ein Spermatozoid bildet; ausserdem bleibt in jeder der beiden Zellen ein kleiner Theil des Inhalts träge liegen. Durch Querrisse werden die Antheridiumzellen geöffnet, sie klappen auf und entlassen ihre Spermatozoiden. Der schraubiggewundene Körper des Spermatozoids liegt in (?) einem Bläschen, welches er, nach Pringsheim, selbst während des Schwärmens nicht verlässt. — Bei Marsilia und Pilularia werden die Spermatozoiden im Innern der Mikrosporen selbst erzeugt; der protoplasmatische Inhalt derselben contrahirt sich zu einem länglich runden, excentrisch gelagerten Klumpen, der sich durch drei succedane, auf einander senkrechte Theilungen in acht Primordialzellen sondert; jede der letzteren theilt sich in vier tetraëdrisch gelagerte Portionen. Die so entstandenen 32 kleineren Primordialzellen umgeben sich mit dünnen Häuten und sind die Mutterzellen der Spermatozoiden (Hanstein). — Diesen die Spermatozoiden erzeugenden Zellenkörper nennt Millardet das Antheridium, indem er zugleich den safterfüllten Raum zwischen ihm und dem Endosporium (in welchem anfangs zahlreiche Stärkekörnchen liegen) als rudimentäre Andeutung eines männlichen Prothalliums betrachtet, eine Ansicht, die, so sonderbar sie klingt, doch durch das Verhalten der Mikrosporen von Isoëtes und Selaginella gerechtfertigt erscheint. — Wie bei den Farnen wird auch hier nur ein Theil des Inhalts der Mutterzelle zur Bildung des Spermatozoids verwendet; dieses bildet sich (nach Millardet) im Umkreis eines trüben, aus Protoplasma und Stärkekörnchen bestehenden rundlichen Klumpens, der während der Entstehung des Spermatozoids immer heller wird und bei dem Austritt der letzteren aus der Mutterzelle eine Blase darstellt, die aus dem nicht verwendeten Protoplasma und darin liegenden Stärkekörnchen besteht. Bei Pilularia, wo das Spermatozoid ein 4—5 mal gewundener Faden ist, bleibt diese Blase in der Mutterzelle stecken, bei Marsilia dagegen adhärirt sie den hinteren Windungen des 12—13 mal korkzieherartig gewundenen Spermatozoids, wird bei dessen schwärmender Bewegung oft längere Zeit mitgeschleppt, um aber endlich abgestreift zu werden. — Sind die Spermatozoiden in ihren Mutterzellen gebildet, so wird das Exosporium am Scheitel zersprengt, das Endospor quillt als hyaline Blase hervor, die endlich zerreissend die Spermatozoiden entlässt (Fig. 310 unten).

Das weibliche Prothallium wird innerhalb der Scheitelpapille der Makrospore aus einem Theil ihres Protoplasma gebildet und tritt erst später theilweise aus dem Sporenraum hervor, bleibt aber, mit seiner Basalfläche den letzteren schliessend, mit ihm in Verbindung, um die dort angehäuften Nährstoffe (Stärkekörner, fettes Oel und Eiweissstoffe) auszunutzen. Die einzelnen Vorgänge bei der ersten Anlage des Prothalliums sind noch in mancher Hinsicht unklar; gewiss ist, dass es aus einer Ansammlung von Protoplasma im Raum der Papille entsteht; dieses Protoplasma zerfällt alsbald in mehrere Zellen, die sich nach Hanstein bei Marsilia und Pilularia, ebenso nach Juranyi bei Salvinia, erst später mit Häuten bekleiden und so einen Gewebekörper darstellen. Die weiteren Vorgänge glaube ich nach Pringsheim's, Hanstein's und Hofmeister's Angaben, verglichen mit meinen eigenen Beobachtungen an Marsilia salvatrix, kurz dahin zusammenfassen zn können, dass der Gewebekörper des Prothalliums zu einer gewissen Zeit in der Scheitelpapille der Makrospore völlig eingeschlossen ist, oben

bedeckt von der Haut des Sporenscheitels selbst, unten und innen abgeschlossen gegen den Sporenraum durch eine Zellhautlamelle, welche wie ein Diaphragma quer ausgespannt ist und sich im Umfang an das Endosporium ansetzt. — Durch das weitere Wachsthum des Prothalliums werden die Hautschichten der Papille oben zerrissen, der Rücken des Prothalliums tritt hervor in den Raum, den die äusseren dicken Hautschichten der Makrospore hier frei lassen (in den Trichter); und später wölbt sich das Diaphragma convex nach aussen, wodurch das Prothallium noch weiter nach aussen geschoben wird. Dies einstweilen zur Orientirung über die Lage des Prothalliums zur Makrospore (man vergl. die Figurenerklärungen weiter unten).

Das Prothallium von Salvinia natans erreicht eine weit beträchtlichere Grösse als das der beiden anderen genannten Gattungen, es ist chlorophyllreich und bildet mehrere, selbst zahlreiche Archegonien in bestimmter Stellung. Nachdem es die Häute der Papille durchbrochen hat, erscheint es zwischen den drei Lappen des Exosporiums von oben gesehen dreiseitig; eine dieser Seiten ist die Vorderseite, die beiden Hinterseiten treffen rückwärts in einem spitzen Winkel zusammen; eine Linie von hier aus zur Mitte der Vorderseite läuft über den sattelartig erhabenen Rücken des Prothalliums und wird als Mittellinie bezeichnet: die Vorderseite ragt höher empor als der Rücken, und da, wo sie mit den beiden Hinterseiten zusammentrifft, wachsen die beiden Ecken später zu langen, flügelartig neben der Makrospore hinabhängenden Fortsätzen aus. Das erste Archegonium

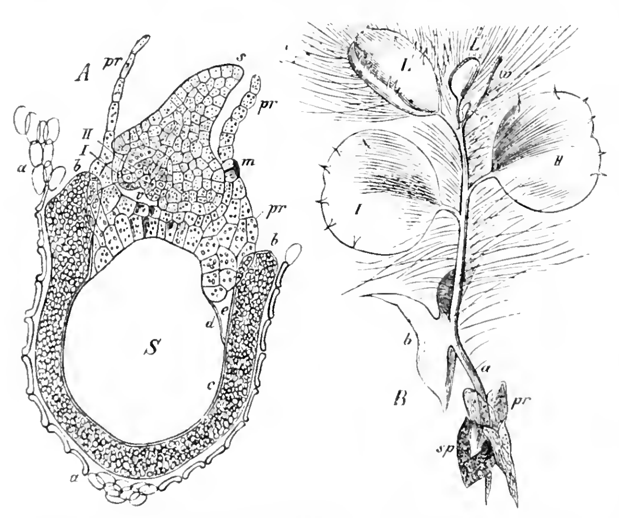



Fig. 311. Salvinia natans nach Pringsheim: *A* Längsschnitt durch Makrospore, Prothallium und Embryo in der Mittellinie des Prothalliums geführt (ungef. 70mal vergr.): *a* Zellschicht des Sporangiums, *b* Episporium, aus verhärtetem Schleim gebildet, *c* Sporenhaut, *e* deren Fortsetzung, *d* das oben erwähnte Diaphragma, welches das Prothallium vom Sporenraum trennt; *pr* Prothallium, bereits vom Embryo durchbrochen; *I, II* die beiden ersten Blätter desselben, *o* dessen Stammscheitel; *s* das Schildchen. — *B* eine ältere Keimpflanze mit der Spore *sp*, dem Prothallium *pr* (20mal vergr.): *a* das Stielchen, *b* Schildchen, *I, II* erstes und zweites einzelnes Blatt, *L, L'* Luftblätter des ersten Quirls, *w* dessen Wasserblatt.

erscheint auf der Mittellinie des erhabenen Rückens unmittelbar hinter der fortwachsenden Vorderseite des Prothalliums; dann treten ohne Ausnahme noch zwei Archegonien rechts und links neben jenen auf, so dass sie in einer der Vorderseite (Scheitellinie) parallelen Querreihe stehen. Wird eines dieser Archegonien befruchtet, so hat es damit sein Bewenden, geschieht es nicht, so wächst das Prothallium an seiner Vorderseite weiter, und es werden noch 1—3 neue Querreihen von Archegonien erzeugt, deren jede 3—7 Archegonien enthalten kann. Die längliche Centralzelle jedes Archegoniums liegt schief im Gewebe des Prothalliums, so zwar, dass ihr äusseres (Hals-) Ende nach hinten sieht, ihr inneres tieferes Ende der Vorderfläche zugekehrt ist; an dieser letzteren Stelle liegt

später die Scheitelzelle des embryonalen Stammes. Junge Archegonien zeigen den Scheitel ihrer Centralzelle mit vier kreuzweise gestellten oberflächlichen Zellen bedeckt; in jeder dieser letzteren tritt eine von aussen oben nach innen unten geneigte Wand auf, der in jeder inneren Zelle noch eine solche folgt (Fig. 312 *I*, *a*, *bc*); durch das folgende Wachsthum werden diese Zellen in vier Reihen von je drei über einander liegenden Gliedern verwandelt (*II*, *III*), deren untere als Schlusszellen, die oberen Paare von Pringsheim als »Hals« bezeichnet werden (*III*, *h*, Hals). Unterdessen entsteht am Scheitel der Centralzelle eine neue Zelle, die sich, conisch zugespitzt, zwischen die Schlusszellen einschiebt (*I d*, *III d*) und die hier zuerst von Pringsheim entdeckte Halscanalzelle darstellt; nach Janczewski wird nun von dem oberen Theil der Centralzelle noch eine sehr kleine Bauchcanalzelle abgesondert, so dass auch hier wie bei den anderen Gefässkryptogamen zwei Canalzellen entstehen; sie verwandeln sich, wie anderwärts in Schleim, welcher aus dem durch Abwerfen des »Halstheils« geöffneten Canal austritt, nachdem sich die grössere Basalportion der Centralzelle in die Eizelle (Befruchtungskugel) umgewandelt hat. Nach erfolgter Befruchtung schliesst sich der Canal, indem sich die »Schlusszellen« quer zur Halsaxe ausdehnen. — Das Prothallium von Marsilia und Pilularia tritt als halbkugeliger Gewebekörper aus der Scheitelpapille der Makrospore hervor, nachdem er die Sporenhäute an dieser Stelle zerrissen (Fig. 314 *A*, *B*) hat, und bleibt in der Tiefe des von den äusseren Hautschichten der Makrospore gebildeten Trichters verborgen. Schon frühzeitig, vor seinem Durchbruch, erkennt man nach Hanstein in ihm die grosse Centralzelle, die in ihrem ganzen Umfang wenigstens anfänglich nur von einer einzigen Lage von Zellen umgeben ist, so dass das Prothallium hier seiner Anlage nach eigentlich nur ein einziges Archegonium darstellt. Die Centralzelle ist auch hier von vier kreuzweise gestellten Zellen bedeckt, die zugleich den Scheitel des ganzen Prothalliums darstellen, durch einen ähnlichen Vorgang wie bei Salvinia bilden sie den freien Halstheil (der bei Marsilia nur wenig, bei Pilularia hoch emporragt) und die Schlusszellen des Archegoniums; über der Centralzelle, deren Protoplasma sich contrahirt, wird nach Hanstein auch hier eine kleine, zwischen die Schlusszellen sich eindrängende Canalzelle sichtbar, die sich ähnlich wie bei Salvinia verhält. Hanstein konnte innerhalb der Centralzelle keine weitere Zellbildung erkennen, der ganze Protoplasmakörper derselben wird zum Ei; dagegen findet Janczewski auch hier noch die den übrigen Gefässkryptogamen gemeinsame Bauchcanalzelle, welche als sehr kleiner Protoplasmaklumpen von dem grossen Protoplasmakörper der Centralzelle abgesondert wird, der sich zur Eizelle abrundet. Nach der Befruchtung verdoppelt sich die die Centralzelle umgebende Gewebeschicht, es entstehen einige Chlorophyllkörnchen in derselben, und die äusseren Zellen wachsen bei Marsilia salvatrix (Fig. 315) zu langen Wurzelhaaren aus, die zumal dann stark wuchern, wenn keine Befruchtung erfolgt. Zur Zeit der Empfängniss sammeln sich die Spermatozoiden bei Marsilia

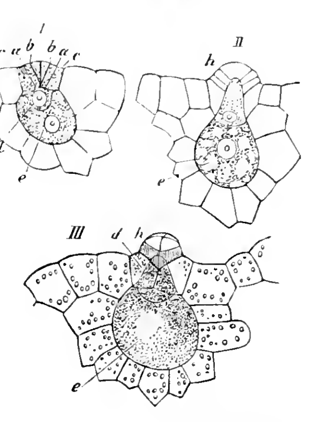


Fig. 312. Archegonienentwickelung von Salvinia natans nach Pringsheim (150).

salvatrix in grosser Zahl in dem Trichter über dem Prothallium und dringen in den Archegoniumhals ein.

2) Entwickelung der zweiten sporenbildenden Generation. Die ersten Theilungsvorgänge, durch welche die Eizelle nach der Befruchtung bei Salvinia sich zum Embryo umbildet, sind von Pringsheim in elegantester Weise dargestellt worden. Die erste Theilung erfolgt durch eine Wand, welche das hintere Stück der befruchteten Eizelle, über welchem die Archegonienmündung sitzt, von dem vorderen, meist grösseren Stück scheidet: sie ist senkrecht zur Mittellinie des Prothalliums und zur Basalfläche desselben; die vordere Zelle theilt sich nun durch eine auf der vorigen nahezu senkrechte Wand. Halbirt man den Winkel, den diese beiden Wände einschliessen, durch eine gerade Linie (Fig. 313 *A*, *cd*), so stellt diese die Wachsthumsaxe des Stammes dar; das zuerst abgeschnittene hintere Stück des Embryo ist das erste Segment (*A*, *I*), die durch die zweite Wand abgeschnittene Zelle das zweite Segment der nun nach vorn und unten liegenden Stammscheitelzelle (*A*, *v*); in dieser letzteren treten nun abwechselnd auf- und abwärts geneigte Wände auf, wodurch die zwei Reihen von Segmenten gebildet werden, aus denen der Stamm von Salvinia sich auch fernerhin aufbaut; Fig. 313 *B* zeigt in *III*, *IV*, *V*, *VI* diese schon weiter sich theilenden Segmentzellen. Eine Wurzel wird jetzt so wie später nicht gebildet, Salvinia ist absolut wurzellos. Für das Verständniss der weiteren Vorgänge ist Fig. 311 mit Fig. 313 zu vergleichen; der heranwachsende Embryo sprengt das Prothallium: aus dem ganzen ersten Segment (*r r r* in *B* Fig. 313) entsteht das sogen. Stielchen (besser Fuss) der jungen Pflanze (*a* in Fig. 311); aus dem ganzen zweiten Segment bildet sich ein eigenthümliches, von allen folgenden Blättern abweichendes Blattgebilde, das Schildchen (*b* in Fig. 311 *B*), durch dessen Wachsthum die Stammknospe hinabgedrückt wird (Fig. 311 *A*, *v*). Der Vordertheil des Embryo ist der Vorderseite, sein Hintertheil der Hinterseite des Prothalliums zugekehrt, seine Wachsthumsaxe liegt in einer Ebene mit der Mittellinie des letzteren. — Die ersten Theilungen des Embryo von Marsilia salvatrix stimmen im Wesentlichen nach Hanstein's und meinen Beobachtungen mit denen bei Salvinia überein, und nach Hanstein gilt dies auch für Pilularia, doch tritt bei beiden Gattungen sofort in dem ersten Segment die Anlage der ersten Wurzel hervor; zur Orientirung sei vorläufig bemerkt, dass auch hier der Stamm von Anfang an horizontal kriecht oder schwimmt, wie bei Salvinia, und dass er hier

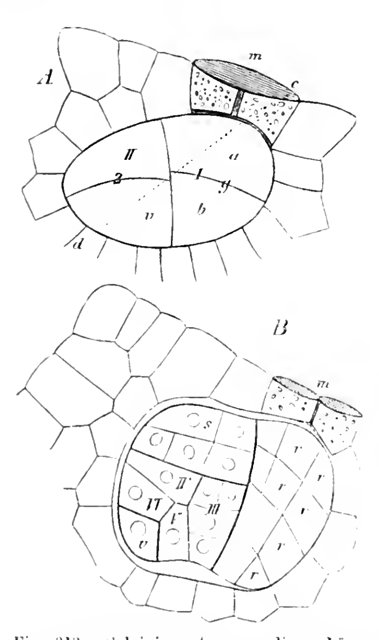



Fig. 313. Salvinia natans, mediane Längsschnitte durch das Prothallium und den jungen Embryo: *A* nach den ersten drei Theilungen der Eizelle, *I* das erste Segment durch die Wand *g* in die Zellen *a* und *b* getheilt; *II* das zweite Segment, durch die Wand 2 von der Scheitelzelle *v* abgeschnitten; *c d* Wachsthumsaxe. — *B* weiter entwickelter Embryo: *r r r* die ersten Anlagen des Stielchens, *s* Scheitelzelle des Schildchens, *III*—*VI* folgende Segmente, *v* Scheitelzelle des Stammes. — *m* in *A* und *B* die Schlusszellen des Archegoniums (nach Pringsheim).

in acropetaler Folge zahlreiche Wurzeln bildet. Fig. 314 zeigt die ersten Theilungen des Embryo von Marsilia salvatrix; die Eizelle wird durch eine beinahe senkrechte Wand in eine vordere grössere und eine hintere kleinere Zelle getheilt: jene zerfällt durch eine fast horizontale Wand in ein oberes Segment, welches das erste Blatt bildet, diese (die hintere Zelle, nach dem Vorbild von Salvinia das erste Segment des sich constituirenden Stammes) zerfällt ebenfalls in zwei über einander liegende Zellen, deren obere die erste Wurzel erzeugt. Die Verbindung zwischen Embryo und Prothallium wird hergestellt durch den Fuss, der sich aus dem hinteren unteren Quadranten und aus dem dritten abwärts gekehrten Segment des Stammes bildet (Fig. 314 *E*). Die Scheitelzelle des Stammes liegt also nach der Bildung der ersten drei Segmente zwischen dem Vorderrand des ersten Blattes und dem des Fusses; noch spät, in dem durch Fig. 315 dargestellten Stadium, erkennt man diese Herkunft des ersten Blattes, der ersten Wurzel und des Fusses aus der Anordnung der Zellen.

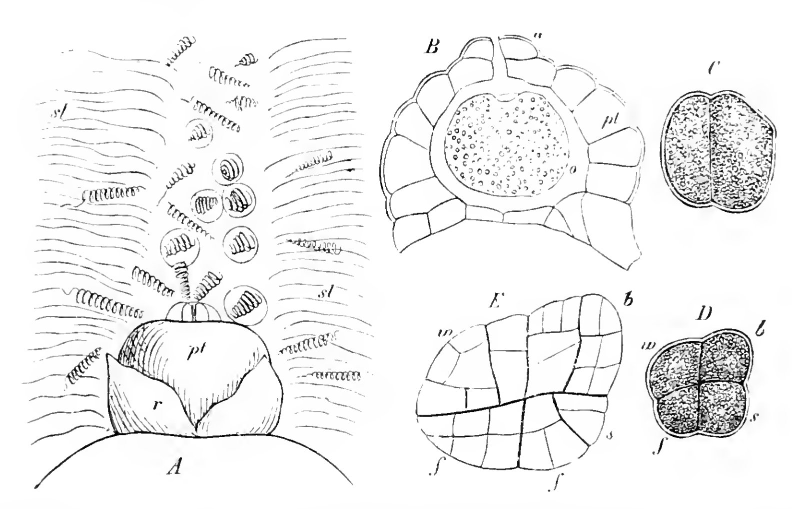



Fig. 314. Marsilia salvatrix: *A* das Prothallium *pt*, aus zerrissenen Hauttheilen *r* der Spore hervorragend, *sl* die den Trichter bildenden Schleimschichten mit zahlreichen Spermatozoiden. — *B*—*E* nach Hanstein: *B* senkrechter Durchschnitt eines Prothalliums *pt* mit dem Archegonium *a* und der Eizelle *o*; *C*, *D*, *E* junge Embryonen: *s* Stammscheitel, *b* Blatt, *w* Wurzel, *f* Fuss.

D a s w e i t e r e W a c h s t h u m der in ihrem Habitus sonst sehr verschiedenen Gattungen, denen wir auch die in ihrer Keimung noch nicht beobachtete Azolla beizuzählen haben, stimmt zunächst darin überein, dass die schon im Embryo ausgesprochene Bilateralität im Zusammenhang mit dem entschieden horizontalen Wuchs festgehalten wird, obgleich die Lage der Scheitelzelle und ihrer Segmente, wie wir sehen werden, sich ändert. Im Unterschied gegen die Muscineen und Equiseten, aber übereinstimmend mit den Farnen, wird bei den Rhizocarpeen nicht aus jedem Stammsegment ein Blatt erzeugt, es bleiben vielmehr bestimmte Segmente steril, die dann zur Bildung der Internodien verwendet werden. Die Blätter wachsen wie die der Farne und Ophioglosseen basifugal durch Vermittelung einer Scheitelzelle, die zweireihig alternirende Segmente ablegt. — Bevor die Entwickelung einen constanten Verlauf annimmt, findet eine Erstarkung der Keimpflanze statt, die sich in der Vergrösserung der Blätter und Vervollkommnung ihrer

Formen, sowie in einer Aenderung der Stellungsverhältnisse ausspricht; um dies jedoch klar zu machen, ist es nöthig, die Salviniaceen einerseits und die Marsiliaceen (Marsilia und Pilularia) andrerseits gesondert zu betrachten.

Der **Embryo** von **Salvinia** bildet, wie wir oben sahen, so lange er im Prothallium eingeschlossen ist, die Segmente seiner Scheitelzelle alternirend oben und unten; wenn aber bei weiterer Verlängerung des Stammes der Scheitel frei heraustritt, so erfolgt eine Drehung um 90°, so dass die beiden alternirenden Segmentreihen der Scheitelzelle fortan rechts und links liegen, ein Verhalten, welches von Hofmeister auch bei Pteris aquilina beobachtet wurde. Das erste Blatt ist das oben erwähnte Schildchen, welches median dorsal gestellt ist, darauf folgt dann noch ein zweites und drittes einzeln stehendes Luftblatt, bevor endlich die definitive Quirlstellung der Blätter am vierten Knoten eintritt; jeder Blattquirl besteht fortan aus einem auf der Bauchseite (rechts oder links) entspringenden Wasserblatt, welches alsbald sich verzweigend einen Büschel langer, in das Wasser hinabhängender Fäden darstellt, während zwei andere Blätter mit ganzer flacher Spreite auf dem Rücken entspringen und nur mit ihrer Unterseite das Wasser berühren (Fig. 319). Diese dreigliedrigen Blattquirle alterniren und bilden somit zwei Reihen ventraler Wasserblätter und vier Reihen dorsaler Luftblätter; ihre Altersfolge im Quirl und die Stellung der (unter sich antidromen) Quirle wurde schon bei Fig. 150 (auf p. 195) angedeutet. Der Knoten des Stammes, welcher einen Blattquirl erzeugt, wird, wie Pringsheim zeigte, von einer Querscheibe des langen Vegetationskegels gebildet, welche ihrer Länge (Höhe) nach einem halben Segment entspricht, während jedes Internodium eine ganze Segmenthöhe einnimmt. Eine Knotenscheibe sowohl wie jedes Internodium besteht aus verschieden alten Zellen der rechten und linken Segmentreihe; in Fig. 150 z. B. wird ein Internodium gebildet von dem Segment *H* auf der rechten Seite, der vorderen Hälfte des älteren Segments *G* und der hinteren Hälfte des jüngeren Segments *J* auf der linken Seite; das folgende Internodium entsteht aus dem linken ganzen Segment *L* und den beiden rechtsliegenden Hälften von *K* und *H*; die dazwischen liegende Knotenscheibe, welche die Blätter *w*, $L_1$, $L_2$, (Fig. 150) bildet, besteht dagegen aus der vorderen Hälfte des linken, älteren Segments *J* und der hinteren Hälfte des jüngeren rechten Segments *K*: im vorhergehenden und nachfolgenden Knoten sind die

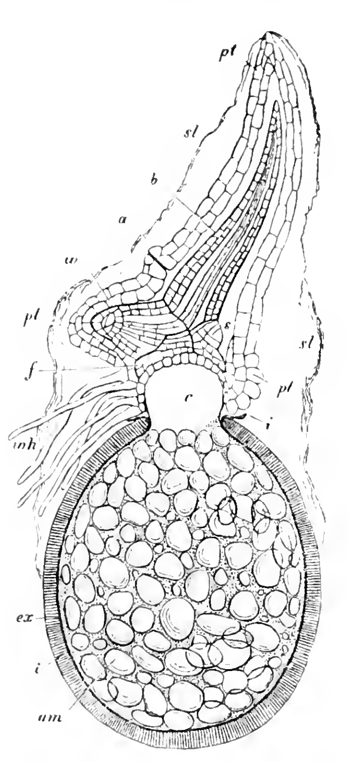



Fig. 315. Marsilia salvatrix, Längsdurchschnitt der Spore, des Prothalliums und des Embryo, ungef. 60mal vergr., *am* Stärkekörner der Spore, *i* innere Sporenhaut, oben lappig zerrissen, *ex* das aus Prismen bestehende Episporium; *c* der Raum unter dem hinaufgewölbten Diaphragma, auf welchem die Basalschicht des Prothalliums sitzt; *pt* das Prothallium, *wh* dessen Wurzelhaare; *a* das Archegonium; *f* der Fuss des Embryo; *w* dessen Wurzel, *s* dessen Stammscheitel, *b* dessen erstes Blatt, durch welches das Prothallium ausgedehnt wird; *sl* die Schleimhülle der Sporen, welche anfangs den Trichter über der Papille bildet und noch jetzt das Prothallium umhüllt; 50 Stunden nach der Aussaat der Sporenfrucht.

Verhältnisse mit Vertauschung von rechts und links dieselben. In jedem Quirl ist das Wasserblatt das älteste, das ihm fernere Luftblatt das zweite, das nähere Luftblatt das zuletzt entstehende. Jedes Blatt entsteht aus einer Zelle von bestimmter Lage, die sich hervorwölbt (Fig. 316 *B*, $L_1$, $L_2$) und als Scheitelzelle des Blattes nach zwei Seiten hin Segmente bildend fortwächst. — Auch bei der von Strasburger studirten Gattung Azolla bildet die Scheitelzelle des horizontal schwimmenden, am Gipfel aber aufwärts gekrümmten Stammes eine rechts und eine links liegende Reihe von Segmenten, deren jedes durch eine seitliche Längswand in eine Rücken- und eine Bauchhälfte zerfälllt; jede Hälfte wird durch eine Querwand in einen acroscopen und einen basiscopen Theil geschieden und jede dieser vier Zellen zerfällt wieder durch eine schief auf- oder abwärts geneigte Längswand in zwei Zellen. So setzt sich der Stamm (von den späteren Theilungen abgesehen) aus 8 Längsreihen von Zellen zusammen, die aus den zwei Segmentreihen entstehen; die zwei Rückenreihen bleiben steril und bilden weder Blätter noch Knospen; aus einer rechts und einer links liegenden Reihe der Rückenhälfte

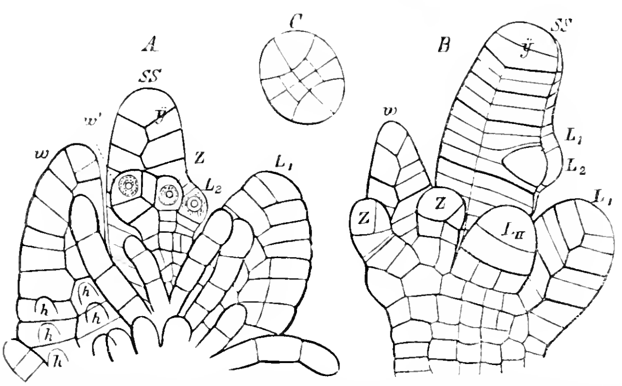



Fig. 316. Gipfel des horizontal schwimmenden Stammes von Salvinia nach Pringsheim. — *A* Unter- oder Bauchseite, *B* linke Seite, *C* Querschnitt des langen Vegetationskegels. — *ss* Stammscheitelzelle, *y* letzte Theilungswand derselben; *w* Wasserblatt, *z* dessen seitliche Zipfel; *L*, *L* die Luftblätter; *hh* die Haare.

entstehen die beiden Blattreihen, aus den beiden benachbarten Zellreihen der Bauchhälfte des Stammes entspringen, vor oder hinter die Blätter gerückt, die Zweige des Stammes; und endlich bilden die zwei unteren Bauchreihen Wurzeln, deren jede neben (unter) einer Knospe entsteht und mit dreiseitiger Scheitelzelle fortwächst. Wenn man in unserer Fig. 150 (p. 195) die mit $L_2$ bezeichneten Blätter als die einzig vorhandenen betrachtet, so erhält man nahezu die Blattstellung der Azolla, nach welcher sich in angegebener Weise die der Knospen und Wurzeln richtet; doch ist die Blattstellung insofern verschieden, als bei Azolla die Blätter der einen Reihe sämmtlich aus einer Zelle des acroscopen, die der anderen aus einer des basiscopen Segmentheils entstehen, was sich nach der Lage des ersten Blattes richtet, welches immer auf der Innenseite eines Zweiges, dem Muttterspross zugekehrt, entsteht; zwischen je zwei Blättern, welche zweireihig alterniren, liegt ein Internodium von der Länge eines halben Segments, indem die eine Flanke des Internodiums von einer basiscopen, die andere je von einer acroscopen Segmenthälfte gebildet wird.

Auch bei Marsilia ist nach dem oben Mitgetheilten die Scheitelzelle des Embryo so orientirt, dass anfangs durch auf- und abwärts geneigte Wände dorsale

und ventrale Segmente zweireihig entstehen: dem entspricht auch das aus dem ersten dorsalen Segment hervorgehende dorsal mediane Blatt; bald aber tritt mit der Erstarkung der Pflanze eine andere Anordnung ein, indem die Stammscheitelzelle dreireihig geordnete Segmente nach $^1/_3$ Divergenz bildet, und zwar so, dass eine Segmentreihe unten (ventral) zu liegen kommt, während die beiden anderen Segmentreihen den Rücken des Stammes bilden; die Bauchseite des Stammes bildet Wurzeln in streng acropetaler Folge, wie bei Azolla; die jüngsten derselben findet man nahe am Stammscheitel; auf der Rückenseite des Stammes entstehen die Blätter in zwei alternirenden Reihen, indem zugleich gewisse dorsale Segmente

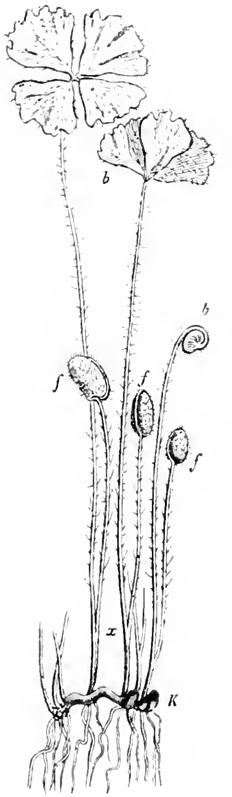



Fig. 317. Marsilia salvatrix, vorderer Theil des Stammes mit Blättern in $^1/_2$ der natürl. Gr.; *k* Endknospe, *b b* Blätter, *ff* die Sporenfrüchte, bei *x* aus den Blattstielen entspringend.

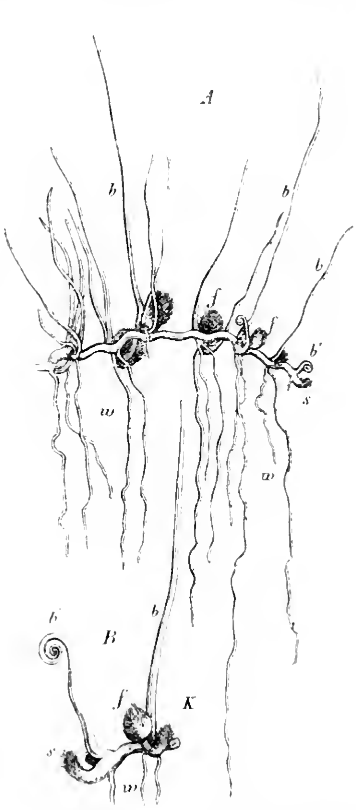



Fig. 318. Pilularia globulifera: *A* in natürl. Gr.; *B* Ende vergrössert, *s* die Endknospe des Stammes, *b b'* Blätter; *w* Wurzeln, *f* Früchte, *K* Seitenknospe.

steril bleiben und zur Internodienbildung dienen. Auf das erste spreitenlose, median gestellte Blatt des Embryo folgt in der nun eintretenden zweireihigen Anordnung eine Anzahl Jugendblätter mit kurzem Stiel und ganzer, dann zwei-, dann viertheiliger Spreite, dann erst folgen normale Blätter mit langem Stiel und viertheiliger, anfangs eingerollter Spreite. — In den oben hervorgehobenen Verhältnissen stimmt Pilularia mit Marsilia nach Hanstein überein; doch bleiben hier sämmtliche Blätter spreitenlos (Fig. 318), sie sind lang, conisch, fadenförmig, anfangs nach vorn spiralig eingerollt.

D i e V e r z w e i g u n g der Rhizocarpeen ist der der Farne ähnlich; bei Salvinia kommen nach Pringsheim niemals Endverzweigungen des Stammes vor; neue Sprosse entstehen vielmehr ausschliesslich aus dem basalen Theile der Wasserblätter, und zwar bildet jedes Wasserblatt einen Spross auf seiner dem näheren Luftblatt zugekehrten Seite, doch hält Strasburger es für möglich, dass diese Zweige, ähnlich wie bei Azolla (s. oben), aus dem Stamm selbst dicht neben dem Blatt entstehen; jeder Zweig erzeugt sofort einen dreizähligen Quirl. — Die Verzweigung der Marsiliaceen wird von Hanstein zwar als axillär bezeichnet, eine Auffassung, der ich mich jedoch nicht anschliessen kann; die Seitensprosse schei-

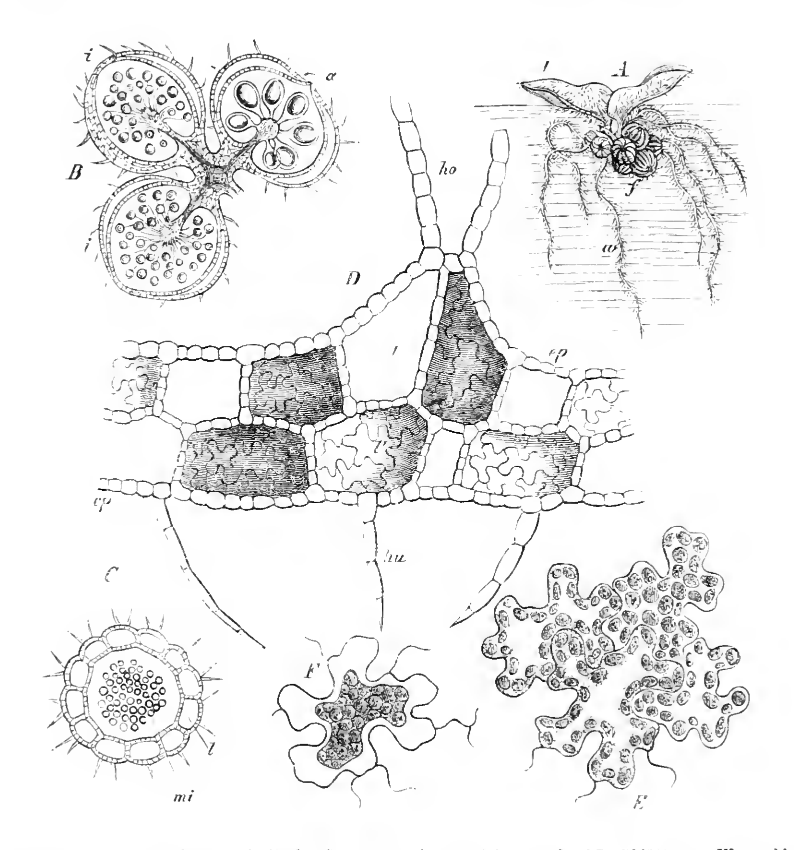



Fig. 319. Salvinia natans: *A* Querabschnitt des Stammes, einen Quirl tragend, *l* Luftblätter, *w* Wasserblatt, mit mehreren Zipfeln, *f* Früchte an diesen (nat. Gr.); *B* Längsschnitt durch drei fruchtbare Zipfel eines Wasserblattes; *a* eine Frucht mit Makrosporangien, *i i* zwei solche mit Mikrosporangien; *C* Querschnitt einer Frucht mit Mikrosporangien *mi*; *D* Querschnitt des Luftblattes: *hu* Haare der Unterseite, *ho* solche der Oberseite; *ep* die Epidermis; *l* Luftlücken, die dunklen zeigen die senkrechten Gewebewände im Hintergrunde; (*B*—*D* 10mal vergr.); *E* Zellen einer Gewebelamelle im Blatt, *F* eine solche nach Contraction des Inhalts in Glycerin.

nen allerdings aus dem Stamme selbst zu entspringen und sehr nahe den Blättern, doch erscheinen sie später seitwärts neben den Blättern, nicht axillär, und was ihre erste Anlage betrifft, die noch nicht genau ermittelt ist, so liegt es gegenwärtig wohl am nächsten, die analogen Verhältnisse von Azolla zu Hilfe zu nehmen, wo die Seitensprosse des Stammes aus Zellen entspringen, welche abwärts neben den Blattursprüngen, etwas vorwärts oder rückwärts von diesen, liegen.

Das Wachsthum der Wurzeln der Marsiliaceen und deren monopodiale Verzweigung stimmt mit der der Farne und Equiseten in allen wichtigeren Puncten überein. Dass von den Salviniaceen die Salvinja selbst völlig wurzellos ist, wurde schon erwähnt, dagegen auch hervorgehoben, dass Azolla neben den Zweigknospen aus den beiden Bauchzellreihen des Stammes Wurzeln erzeugt: während die Stammscheitelzelle dieser Pflanzen sich zweireihig segmentirt, ist die der Wurzel dagegen dreiseitig pyramidal, wie bei den Farnen und Equiseten. Aus den über der endogenen Mutterzelle der Azollawurzel liegenden Zellen des Stammes bildet sich nach Strasburger eine Wurzelscheide, welche die ganze Wurzel auf Lebenszeit mit ihr fortwachsend umhüllt; eine besondere Merkwürdigkeit liegt ferner darin, dass die Azollawurzel nur eine einzige Wurzelkappenzelle bildet, aus welcher zwei Gewebeschichten hervorgehen, welche mit dem Wurzelkörper fortwachsend, diesen allseitig vollständig umhüllen.

Die Sporangienfrüchte. Noch mehr als an den vegetativen Organen zeigt sich bei der Fruchtbildung, dass die beiden Familien der Rhizocarpeen neben der Uebereinstimmung in wesentlichen Merkmalen doch auch beträchtliche Unterschiede darbieten, die eine gesonderte Behandlung verlangen.

Die Salviniaceen, d. h. die beiden Gattungen Salvinia und Azolla, stellen sich durch ihre Fruchtbildung vermittelnd zwischen die Farne und die Marsiliaceen. Ihre Sporangien sind in einfächerige Fruchtkapseln eingeschlossen, welche zu zwei oder mehr an Blattzipfeln entstehen (Fig. 319 *A*, *B*); bei Salvinia sind es die basalen Zipfel der Wasserblätter, welche diese Kapsel tragen. bei Azolla ist es der äussere abwärts gekehrte Zipfel des tief zweitheiligen Blattes und zwar des ersten Blattes an jedem Spross, der die Früchte trägt. Der zu einer Frucht sich umwandelnde Blattzipfel wächst zunächst zur Collumella aus, um an dieser die Sporangien hervorsprossen zu lassen, während von unten her aus der Basis der Collumella ein Ringwall sich erhebt, der endlich, über ihren Scheitel hinauswachsend, sich dort schliesst und so die Wand der Kapsel darstellt, in welcher der Sorus ganz eingeschlossen ist; die Salviniaceenfrucht gleicht daher dem Sorus der Hymenophyllaceen, nur mit dem Unterschied, dass dort die Hülle becherartig offen bleibt, hier aber wie bei Cyathea sich über dem Sorus völlig schliesst. Die Salviniaceenfrucht ist also im Sinne der Farne ein Sorus, dessen ihn ganz umhüllendes Indusium aber viel kräftiger ausgebildet ist, auch aus zwei Zellenschichten besteht, deren Wände bei Azolla am oberen Theil verholzen. — Jeder Sorus (Frucht) erzeugt entweder nur Mikro- oder Makrosporangien, beiderlei Früchte sind aber auf derselben Pflanze, sogar auf demselben Fruchtblatt vorhanden, die Pflanze also monoecisch. Die Mikrosporangien entstehen bei Azolla wie bei Salvinia in einer Frucht in grosser Zahl; die Makrosporangien werden bei Salvinia zu mehreren, bei Azolla nur zu je einem in einer Fruchthülle (Indusium) erzeugt. Innerhalb eines Mikrosporangium kommen alle aus den (16) Mutterzellen hervorgehenden Sporen zur Ausbildung, während innerhalb eines Makrosporangiums nur eine von den ($4 \times 16$) Sporen zur Reife gelangt, so dass bei Azolla, wo wie erwähnt nur ein Makrosporangium in einer Frucht vorhanden ist, diese also nur eine Makrospore enthält, welche vor der Reife von der Fruchthülle und innerhalb dieser von der (später schwindenden?) Sporangienwand umgeben ist. Die Sporangien sind langgestielte Kapseln mit (im reifen Zustand)

einschichtiger Wand; das Makrosporangium ist kurz gestielt und wahrscheinlich entsteht es aus dem Scheitel der Columella.

Die Entstehung der Sporangien ist erst neuestens von Juranyi bei Salvinia beobachtet worden: die Columella ist mit einer Schicht radial gestreckter Zellen überzogen, welche zunächst papillenförmig auswachsen und so je eine Sporangiumanlage bilden: die Papille zerfällt durch eine Querwand in eine untere und eine obere Zelle, die untere erzeugt unter wiederholten Quertheilungen den langen, gegliederten Stiel, der nur bei den Makrosporangien später durch Längstheilungen mehrreihig wird; die obere Zelle schwillt später halbkugelig an und erzeugt den Körper des Sporangiums, indem darin Zelltheilungen, ganz ähnlich wie bei den Polypodiaceen (Fig. 305) stattfinden; es wird so eine einschichtige Wand gebildet, innerhalb welcher eine protoplasmareiche Zellschicht die tetraëdrische Centralzelle umgiebt; während diese durch wiederholte Zweitheilungen die 16 Sporenmutterzellen bildet, zerfällt die sie umgebende Schicht in zwei Lagen, die Juranyi als Mantellagen bezeichnet. Die 16 Sporenmutterzellen zerfallen in je vier tetraëdrisch gelagerte junge Sporenzellen. Bis hierher sind die Vorgänge in den Mikro- und Makrosporangien dieselben. In den Mikrosporangien bilden sich alle $4 \times 16$ Sporen aus, sie trennen sich von einander und vertheilen sich ohne Ordnung in dem Raum des Sporangiums, während die Mantelzellen sich desorganisiren, in einen schaumigen, später erhärtenden Schleim umwandeln, in welchem die Sporen eingeschlossen bleiben (vergl. das im Eingang gesagte). In den Makrosporangien dagegen wächst nur eine der neu entstandenen $4 \times 16$ Sporen weiter, diese aber vergrössert sich sehr stark, so dass sie endlich den Raum des Sporangiums beinahe ausfüllt; in ihrem dem Scheitel der letzteren zugekehrten Ende liegt ein grosser Zellkern. Während dieses Wachsthums der Makrospore werden nun die Mantelzellen und später auch die sämmtlichen übrigen (unausgebildeten) Sporen desorganisirt; sie verfliessen zu einem schaumigen Plasma, welches sich um die Haut der Makrospore herumlegt, besonders aber ihren Scheitel mit einer dicken Schicht überzieht; dieser später erhärtende, schaumige Schleim ist es, der die dicke Hülle der reifen Makrospore, das Episporium (früher Exosporium) darstellt (Fig. 311 *A*); über dem Sporenscheitel spaltet dasselbe schon bei seiner Bildung in drei Lappen, aus deren Zwischenraum später das Prothallium hervortritt. — Bei Azolla hatte Strasburger schon früher die Existenz des erhärteten schaumigen Schleims in beiderlei Sporangien nachgewiesen; doch nehmen diese Schleimgebilde bei Azolla weit auffallendere Formen an: in den Mikrosporangien bildet der einem grosszelligen Gewebe ähnliche Schleim zwei bis acht von einander ganz gesonderte Ballen (massulae), deren jeder eine Anzahl Mikrosporen umschliesst; bei einigen Arten (A. filiculoides, caroliniana) sind diese massulae auf ihrer Oberfläche mit haarähnlichen, an der Spitze ankerartig geformten Anhängseln (Glochiden) besetzt, mittels welcher sie aus den Sporangien ausgetreten und auf dem Wasser schwimmend sich den ebenfalls umherschwimmenden Makrosporen anhängen. Die im Makrosporangium von Azolla enthaltene rundliche, jenes bei weitem nicht ausfüllende Makrospore ist an ihrem ganzen Umfang mit einer sehr dicken, warzigen Schicht schaumigen erhärteten Schleims überzogen, der über dem Scheitel hoch emporragt und dort drei (oder dreimal drei) mächtige Ballen eben solcher Substanz trägt und ausserdem in ein Büschel feiner Fäden aus-

läuft: in diesen Formen bildet der lufthaltige schaumige Schleim einen Schwimmapparat der Makrospore, die dabei auch den oberen Theil des gerissenen Sporangiums mitführt.

Die Früchte der Marsiliaceen sind viel complicirter und fester gebaut als die der vorigen Familie: die von Pilularia sind kurzgestielte rundliche Kapseln, deren morphologische Bedeutung noch wenig aufgeklärt ist, sie scheinen neben den Blättern auf der ventralen Seite derselben zu stehen. Die Kapsel, von einer sehr dicken, harten, mehrschichtigen Wand umgeben und mit weichem, saftigem Parenchym erfüllt, enthält hohle Fächer, welche vom Stiel zum Scheitel emporsteigen; P. globulifera besitzt vier solche (Fig. 320), P. minuta zwei, P. americana drei. Jedes Fach trägt auf seiner der Fruchtschale zugekehrten Seite einen von unten aufsteigenden Wulst, hinter welchem ein Fibrovasalstrang verläuft; auf diesem Receptaculum sitzen die gestielten Sporangien, einen Sorus bildend, der unten vorwiegend Makrosporangien, oben nur Mikrosporangien enthält. Wahrscheinlich hat jedes Sorusfach in der Jugend am Scheitel einen Ausführungscanal; inwiefern man aber die den Sorus von innen umgebende zarte Gewebemasse einem Indusium vergleichen darf, was manche Botaniker thun, ist hier wie bei den Marsilien unklar. — Die Früchte der verschiedenen Arten von Marsilia sind lang- oder kurzgestielte, meist ungefähr bohnenförmige, sehr hartwandige Kapseln, welche auf der ventralen Seite der Stiele gewöhnlicher Laubblätter (Fig. 317) oder an deren Basis entspringen; die Fruchtstiele können einfach und einfrüchtig, oder gabelig und mehrfrüchtig sein; aus dem Blattstiel entspringen sie gewöhnlicher in Mehrzahl. Die reife Kapsel, über deren Rückenkante der Stiel hinläuft (Fig. 325), um rechts und links Seitennerven abzugeben, die dichotomirend nach der Bauchkante hinlaufen, ist bilateral symmetrisch gebaut und enthält im Innern zwei Reihen von Hohlräumen, deren jeder von der Bauchkante zur Rückenkante

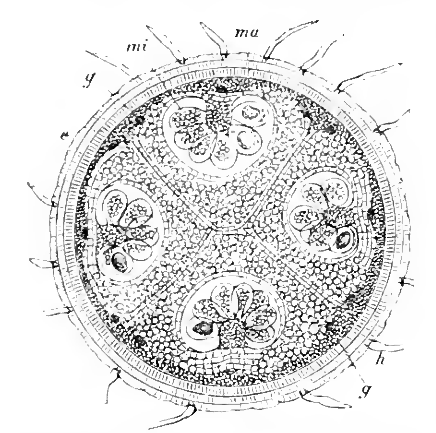



Fig. 320. Querschnitt der Frucht von Pilularia globulifera unter der Mitte, wo die Makro- und Mikrosporangien gemengt sind (*ma* und *mi*); *g* die Fibrovasalstränge, *h* Haare, *r* die Epidermis der Aussenfläche.

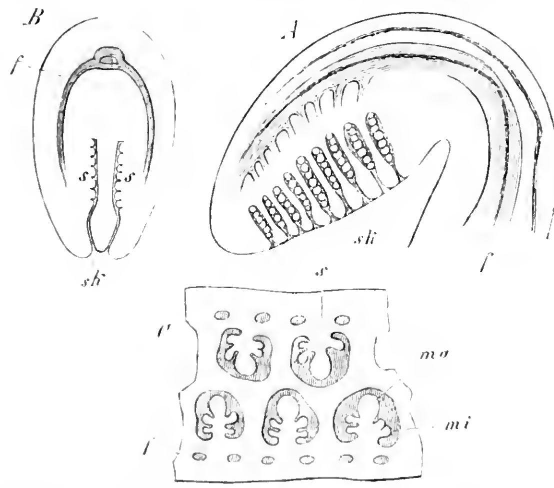



Fig. 321. Sehr junge Frucht von Marsilia elata nach Russow. — *A* medianer Längsschnitt, *B* Querschnitt, *C* Theil eines Längsschnittes senkrecht auf *A*. — *ff* Fibrovasalstränge, *ss* die Sori, *sk* die Ausführungscanäle der Sori; *ma* Makro- und Mikrosporangien (vergl. Fig 325).

aufsteigt (Fig. 321 *A*, *B*); in der sehr jungen Frucht münden dieselben nach Russow auf der Bauchseite durch enge Canäle ins Freie. In jedem Fach läuft auf der Aussenseite, der Schale zugekehrt, ein Gewebewulst hinab, welcher die Makrosporangien an seiner Firste, die Mikrosporangien an seinen Flanken trägt; jedes Fach enthält also auch hier einen Sorus mit zweierlei Sporangien. Bei dem Aufplatzen der Frucht zeigt sich besonders deutlich (Fig. 325), dass das weiche innere Gewebe um jeden Sorus, ähnlich wie bei Pilularia, ein allseitig geschlossenes Säckchen bildet.

Die reifen Mikrosporangien enthalten zahlreiche (4 × 16) Sporen, die Makrosporangien nur eine reife Makrospore.

Die Entstehung der Sporangien beginnt mit der Vorwölbung einzelner Oberflächenzellen des den Sorus tragenden Receptaculums, welche durch wiederholte schiefe Theilungen (also abweichend von den Salviniaceen) drei Segmentreihen bilden, bis endlich eine gewölbte Querwand die dreiseitige Scheitelzelle abschliesst und in die tetraëdrische Centralzelle verwandelt (Fig. 322 *I—III*), aus welcher nun durch weitere, den vier letzten parallele Theilungen eine Mantelschicht gebildet wird, welche ähnlich wie bei den Salviniaceen und den ächten Farnen die Urmutterzelle der Sporen umgiebt (Fig. 322 *IV*, *V*). Der Stiel der Marsiliaceensporangien ist nach dem oben Gesagten von Anfang an dreireihig und wird durch Längstheilungen mehrreihig. — Indem nun die junge Kapsel des Sporangiums mehr und mehr aufschwillt, treten in den Wandungs- und Mantelzellen radiale, in letzteren auch tangentiale Theilungen ein; darauf zerfällt die Centralzelle durch successive Zweitheilungen in 16 Sporenmutterzellen, deren jede in der gewohnten Weise vier tetraëdrisch gelagerte und geformte Sporen erzeugt; auch hier werden während dieses Vorgangs die Mantelzellen nach und nach desorganisirt, es entsteht ein den Raum des Sporangiums zwischen den isolirten Mutterzellen und Sporentetraden erfüllendes körniges Plasma, welches später zur Bildung der eigenthümlichen Episporien (Gallerthüllen der Sporen) verwendet wird. Bis hierher findet die Entwickelung in beiderlei Sporangien gleichartig statt, im weiteren Fortgang verhalten sie sich verschieden. In den Mikrosporangien gelangen alle Sporen der 16 Tetraden zur Reife, indem innerhalb der vierkammerig ge-

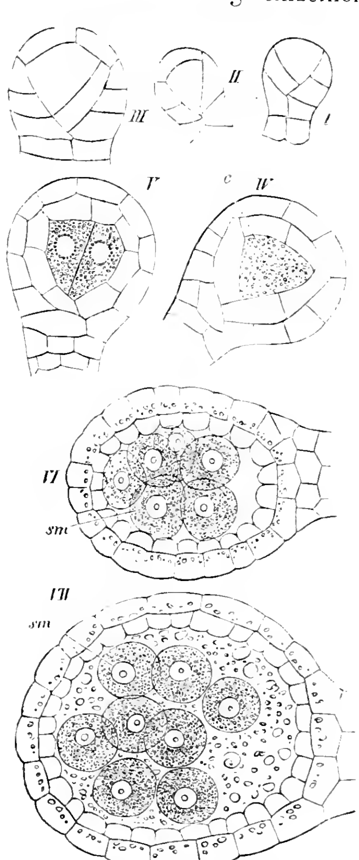


Fig. 322. Entwickelung des Sporangiums von Pilularia globulifera, sämmtliche Figuren im optischen Längsschnitt; *c* Centralstelle = Urmutterzelle der Sporen; *sm* Sporenmutterzellen (550).

wordenen Mutterzellen [1], jede Sporenanlage sich mit der bleibenden Sporenhaut umgiebt und dann die Kammerwände der Mutterzeile aufgelöst werden. — In den Makrosporangien dagegen wächst an jeder der 16 Tetraden eine der jungen Sporenzellen stärker als die drei andern, endlich gehen aber alle Tetraden bis auf eine einzige zu Grunde und an dieser einen wächst die bevorzugte Tochterzelle, die künftige Makrospore sehr kräftig heran, während die drei anderen nach und nach verkümmern. Fig. 323 und 324 stellen die Entwickelung der Makrospore von Pilularia globulifera nach Zeichnungen dar, die ich 1866 entworfen habe; sie zeigen die junge Makrospore in *I*, *II*, *III* noch im Zusammenhang mit ihren drei Schwesterzellen, diese umgeben von der bereits verschleimten Zellhautsubstanz der vierkammerigen Mutterzelle (*I*): die vier Zellen hängen durch stachelartige Fortsätze unter sich zusammen; der der Makrospore ist am kräftigsten entwickelt: später erscheint diese letztere sehr vergrössert, die abortirten Schwestern hängen ihr seitwärts an (Fig. 324 *x*), ihre feste Haut hat sich gebräunt und ist von einer Schleimhülle umgeben (Fig. 323 *IV* $b_{,}$), die oft faltig erscheint und später über dem Scheitel eine Papille bildet (Fig. 324 *b'*), die bei der Reife zu-

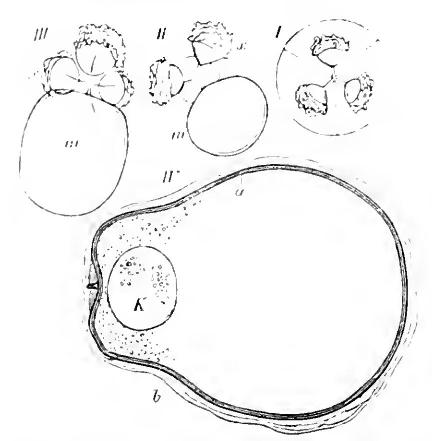



Fig. 323. Entwickelung der Makrospore von Pilularia globulifera. *x* die abortirenden Schwesterzellen, *m* die Makrospore, *K* deren Zellkern; *a* Sporenhaut, *b* Gallertschicht (550).

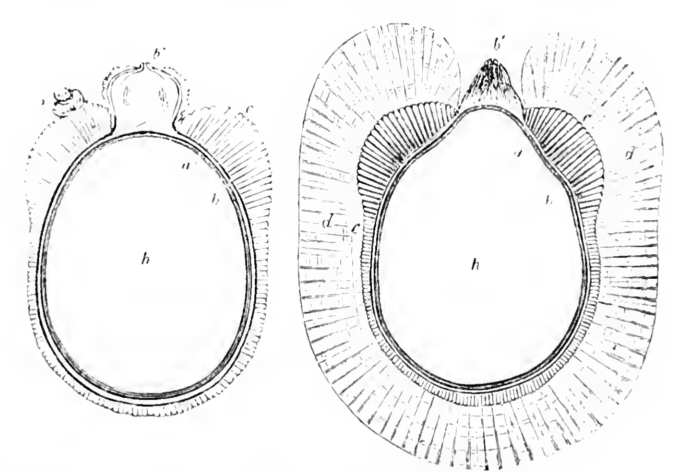



Fig. 324. Weitere Entwickelung der Makrospore von Pilularia globulifera. *h* Hohlraum der Spore, *a* Zellhaut, *b* die erste, *c* zweite, *d* dritte Schicht des Epispors (80).

sammenfällt. Auf dieser Schleimhülle erscheint sodann eine Schicht weicher Substanz von deutlich prismatischer Structur (Fig. 324 *C*), auf welcher sich noch

[1]) Russow erhebt bei dieser Gelegenheit l. c. p. 62 den Vorwurf, dass ich bei der Sporenbildung keine »Specialmutterzellen« annehme; zur Berichtigung seines Irrthums ist auf unseren § 3 Buch I zu verweisen.

später eine noch dickere, minder deutlich organisirte Hülle auflagert; beide lassen den Scheitel frei und bilden so den Trichter, durch welchen nach der Keimung die Spermatozoiden eindringen (vergl. Fig. 314). Ein ähnliches Episporium zeigen die Makrosporen von Marsilia, dessen Entwickelung Russow ausführlich, aber mir unverständlich beschrieben und abgebildet hat: nach ihm soll die Schleimhülle der abortirenden Schwesterzellen auf den Umfang der Makrospore hinübergleiten und so die erste Schleimhülle derselben erzeugen; sodann soll eine »Protoplasmablase« die ganze Makrospore einschliessen und innerhalb derselben die dicken Prismenschichten des Episporiums entstehen. Obgleich Russow's Angaben meine schon früher gehegte Vermuthung, dass diese Hüllschichten von aussen aufgelagert werden, bestätigen, was auch durch die bei den Salviniaceen beschriebenen Vorgänge noch wahrscheinlicher wird, so bleibt mir doch der Vorgang nach Russow's Beschreibung um so unklarer, als es mir gegenwärtig an Material fehlt, die Episporiumbildung der Marsiliaceen selbst nochmals zu beobachten.

Die Entleerung der Makro- und Mikrosporen aus dem sehr festen Fruchtgehäuse ist mit merkwürdigen Vorgängen verbunden, deren Kenntniss wir besonders Hanstein verdanken. Die reifen Früchte von Pilularia globulifera liegen auf oder in der nassen Erde; vom Scheitel her vierklappig aufspringend, entlassen sie einen hyalinen, zähen Schleim, der offenbar von dem die Fächer trennenden Gewebe abstammt, und einen runden, sich tagelang vergrössernden Tropfen auf der Erdoberfläche bildet. In diesem Schleimtropfen steigen die Makro- und Mikrosporen empor, um hier zu keimen; erst nach stattgehabter Befruchtung zerfliesst er; die befruchteten Makrosporen bleiben auf der nassen Erde liegen, an der sie durch Wurzelhaare der Prothallien befestigt werden, bis die erste Wurzel des Embryo in den Boden eindringt. — Fig. 325 stellt die wichtigsten der entsprechenden Vorgänge bei Marsilia salvatrix dar; wird die steinharte Fruchtschale an der Bauchkante ein wenig verletzt und die Frucht in Wasser gelegt, so dringt dieses ins Innere, bringt die die Sorusfächer bildenden Gewebemassen zum Aufquellen, wodurch die Fruchtschale an der Bauchkante in zwei Klappen aufspaltet. Fig. 325 *B* zeigt, wie ein hyaliner Wulst hervorquillt, der vorher den Winkel an der Bauchkante ausfüllte und nun die schwächer quellenden Sorusfächer mit hervorzieht; indem der Wulst immer mehr sich streckt, reissen diese an der Rückenkante ab und werden nun ganz aus der Frucht hervorgezogen; gewöhnlich reisst zuletzt auch der Wulst an einem Ende

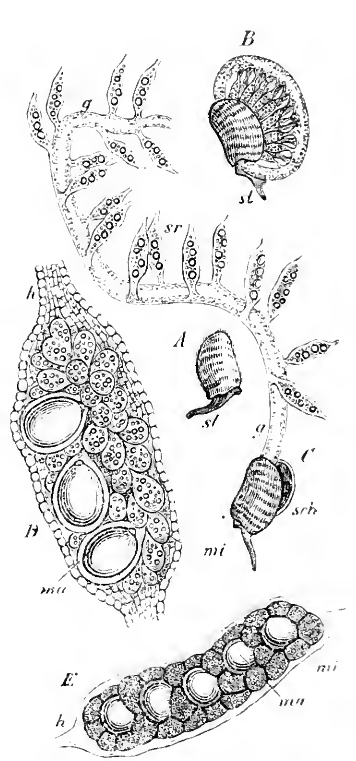



Fig. 325. Marsilia salvatrix: *A* eine Frucht in natürl. Gr.; *st* der obere Theil ihres Stiels; *B* eine im Wasser aufgesprungene Frucht lässt den Gallertring hervortreten (dies nach Hanstein); *C* der Gallertring *g* ist zerrissen und ausgestreckt, *sr* die Sorusfächer, *sch* Fruchtschale; *D* ein Säckchen (Fach) mit seinem Sorus aus einer unreifen Frucht; *E* ein solches aus einer reifen Frucht; *mi* Mikrosporangien, *ma* Makrosporangien.

ab, streckt sich und trägt nun die Sorusfächer in zwei seitlichen Längsreihen, als noch immer geschlossene Säckchen, die jetzt weit von einander entfernt sind, während dies Alles innerhalb der Frucht dicht zusammengedrängt war. Diese Vorgänge vollziehen sich im Lauf weniger Stunden, die beiderlei Sporen werden endlich frei und bei günstiger Temperatur findet bereits 12—18 Stunden nach dem Einlegen der Frucht in Wasser die Befruchtung statt.

a) Die Gewebebildung der Rhizocarpeen stimmt in den wesentlichsten morphologischen Momenten mit der der ächten Farne überein; die Vermittelung des Scheitelwachsthums an Stamm, Wurzel und selbst bis zu gewissem Grade an den Blättern durch eine Scheitelzelle ist hier so klar wie bei den Characeen und Equiseten und sehr genau bekannt. Die Epidermis zeigt manche Eigenthümlichkeiten, zumal der Spaltöffnungen, das Grundgewebe ist durch grosse Intercellularräume ausgezeichnet, wie bei Wasser- und Sumphpflanzen gewöhnlich; über die Sclerenchymbildungen in Blättern und Fruchtschalen der Marsiliaceen ist Braun und Russow zu vergleichen. Die Fibrovasalstränge sind zumal bei den Marsiliaceen denen der ächten Farne sehr ähnlich zusammengesetzt, ein centrales Xylem, von Phloëm rings umhüllt, dieses von einer einfachen, mit welligen Seitenwänden versehenen Strangscheide umgeben. Je ein Strang durchzieht Wurzeln, Stämme und Blattstiele; bei Marsilia theilt sich derselbe in den Blattflächen, eine dichotomische Nervatur bildend; im Stamm der Marsiliaceen ist der Fibrovasalkörper ein von Grundgewebe ausgefülltes, auf dem Querschnitt ringförmiges Rohr, welches offenbar als aus mehreren Strängen verschmolzen zu betrachten ist, wie schon der Umstand zeigt, dass das Phloëm der Innenseite durch eine Strangscheide von derselben Art wie an der Aussenseite begrenzt ist; auch bei manchen Stämmen von Pteris aquilina verschmelzen die beiden breiten stammeigenen Stränge seitlich zu einem markhaltigen geschlossenen Rohr.

b) Systematisches. Schon aus der Darstellung im Text erhellt, dass die Rhizocarpeen in zwei scharf gesonderte Familien zerfallen, von denen die eine, die Salviniaceen, sich den ächten Farnen noch nahe anschliesst, während die hervorragenden Eigenheiten der ganzen Ordnung besonders in der anderen, den Marsiliaceen, ihren bestimmtesten Ausdruck finden.

Familie 1: Salviniaceen; horizontal auf Wasser schwimmend; Stamm mit zweireihig rechts und links segmentirter Scheitelzelle; Sori männlich oder weiblich, je einer in einer einfächerigen Frucht; Sporen von schaumig verhärtetem Schleim (Massulae, Episporien) umgeben; die Mikrosporen (von Salvinia) bilden ein sehr einfaches, aber doch ins Freie heraustretendes Prothallium; das der Makrospore ist kräftig entwickelt, mit mehreren Archegonien; (Salvinia wurzellos, Azolla mit Wurzeln).

Familie 2: Marsiliaceen; horizontal auf nasser Erde kriechend oder z. Th. schwimmend, Stamm mit dreiseitiger Scheitelzelle, welche zwei seitlich rückenständige und eine untere Bauchreihe von Segmenten bildet; jeder Sorus enthält Makro- und Mikrosporen und zwei bis viele Sori sind in eine mehrfächerige Frucht eingeschlossen. Die Sporen von erharteten Gallertmassen (Episporien) umgeben, welche radial prismatische Structur zeigen und z. Th. quellungsfähig sind. Die Mikrosporen erzeugen die Spermatozoidmutterzellen unmittelbar aus ihrem Inhalt; das Prothallium der Makrospore ist auf ein Archegonium reducirt.

Klasse IX.

## Die Dichotomen.

Unter dem Namen der Lycopodiaceen fasste man bisher die Lycopodien, Psilotum, Selaginellen, Isoëten u. a. zusammen; und mit Recht, denn diese Gattungen verrathen nicht nur in ihrem Habitus, sondern auch in ihren morpholo-

gischen Verhältnissen einen Grad der Verwandtschaft, der uns hindert, die eine oder die andere Gattung abzutrennen, um sie für sich isolirt als einen besonderen Typus aufzustellen oder sie einer der beiden anderen Klassen der Gefässkryptogamen einzureihen. Doch zeigen die neueren Untersuchungen, dass diese Klasse in zwei scharf geschiedene Abtheilungen zerfällt, die aus einander gehalten werden müssen; da die eine dieser Ordnungen, welche die Gattung Lycopodium und ihre nächsten Verwandten umfasst, nothwendig die Benennung Lycopodiaceen beibehalten muss, so scheint es gerathen, die ganze Klasse mit einem anderen Namen zu bezeichnen, wozu ich den der Dichotomen wähle, weil er eines der augenfälligsten, allen hierher gehörigen Pflanzen gemeinsamen Merkmale in den Vordergrund stellt, die Eigenschaft nämlich, alle Verzweigungen, wo sie vorkommen, durch Dichotomie einzuleiten. Man könnte allerdings einwenden, dass die Verzweigung des Stammes mancher Lycopodiaceen der monopodialen Form sich annähert; es liegt jedoch im Wesen beider Verzweigungsarten, dass sie in einander übergehen können, und gerade deshalb ist das entschiedene Uebergewicht der Dichotomie bei unserer Klasse so charakteristisch; unter den Gefässpflanzen stehen diese bezüglich der entschiedenen Neigung zur Dichotomie eben so einzig da, wie die Equiseten mit ihrer Wirtelbildung und endogenen Verzweigung; ganz besonders aber tritt die Dichotomie als typische Eigenschaft darin hervor, dass die Wurzeln dieser Pflanzen die einzigen bis jetzt bekannten sind, welche sich dichotomisch verzweigen.

Die dichotomische Verzweigungsform ist aber keineswegs das einzige gemeinsame Merkmal dieser Klasse, wie zumal die Vergleichung mit den Equiseten und Filicineen lehrt; mit den ersten haben sie kaum irgend etwas gemein, als etwa die sehr untergeordnete Rolle, welche auch hier die Blattbildung spielt, obwohl dies hier wieder in ganz anderer Weise, als bei den Equiseten geschieht; die Aehnlichkeit in der Anlage der Sporangien kann hier nicht in Betracht kommen, da die Filicineen zeigen, dass diese nur für die Unterabtheilungen entscheidet. Mit den Filicineen fänden sich eher einige Anknüpfungspuncte; man könnte auf die Aehnlichkeit im Bau der Fibrovasalstränge, auf gewisse Eigenheiten des Grundgewebes beider Klassen hinweisen; grösseren Werth für die Erkennung der Verwandtschaft aber hat auch in diesem Fall die Art der äusseren Gliederung, und da fällt vor Allem ins Gewicht, dass bei den Filicineen der Schwerpunct der morphologischen Charakteristik in die Blätter fällt, während bei den Dichotomen gerade diese sehr einfach geformt, an Grösse unbedeutend, wenn auch an Zahl meist beträchtlich sind; hier wirft sich der Gestaltungstrieb, wenn es erlaubt ist, diesen Ausdruck zu brauchen, auf den Stamm, wie dort auf die Blätter. Von ganz hervorragender Bedeutung scheint aber die Thatsache, dass bei den Dichotomen jedes Blatt nur ein Sporangium und dieses auf seiner Oberseite producirt, während sowohl die Equiseten wie die Filicineen mehrere und zahlreiche Sporangien auf einem Blatte bilden. Da die Sporangien typisch nahe der Blattbasis entstehen, so ist es von geringem Belang, dass sie in manchen Fällen bis in die Blattaxeln hinab, ja von hier bis auf den Stamm hinüberrücken: es wiederholt sich da eben nur die bei den Phanerogamen so vielfach auftretende Erscheinung, dass gleichwerthige Gebilde (dort die Axelsprosse) bald auf der Blattbasis, bald in der Blattaxel, bald auf dem Stamme selbst über der Axel entstehen können. Wenn weiter oben hervorgehoben wurde, dass die Entstehung der Spo-

rangien als Emergenzen des Blattgewebes, welche von Anfang an von der Epidermis überzogen sind und erst nachträglich aus dem Blattgewebe hinausgeschoben werden, nicht geeignet scheint, die Klassification der Gefässkryptogamen in ihren Hauptabtheilungen vorherrschend zu bestimmen, so ist doch darauf hinzuweisen, dass hier, abweichend von den in dieser Beziehung schwankenden Filicineen, die angegebene Entstehungsform der Sporangien eine ganz constante ist, selbst dann, wenn die übrigen morphologischen Charaktere beträchtlich auseinander gehen; auch hier, wie bei den Equiseten, Ophioglosseen, Marattiaceen ist die Entstehung des Sporangiums aus einer Epidermis und tiefer liegende Zellschichten umfassenden Gewebegruppe mit der Erscheinung gepaart, dass nicht eine einzige, durch ihre Entstehung und Form ausgezeichnete Centralzelle sämmtliche Sporenmutterzellen erzeugt, dass diese vielmehr aus einer Gruppe gleichwerthiger Zellen ihren Ursprung nehmen.

Eine kurze Characteristik der beiden Ordnungen I. Lycopodiaceen, II. Ligulaten siehe am Schluss der Einleitung zu den Gefässkryptogamen.

## Ordnung 1. Lycopodiaceen.

1) Das Prothallium. Die Bedingungen für die Keimung der Sporen von Lycopodium, Psilotum u. a. sind bis jetzt unbekannt; trotz der zahlreichen, gemachten Aussaaten ist es nur einem Beobachter, De Bary, gelungen, die ersten Entwickelungsphasen des Prothalliums von Lycopodium inundatum zu beobachten. Die innere Sporenhaut trat als ungefähr kugelige Blase aus dem dreilappig aufgerissenen Exosporium hervor; der Keimschlauch theilte sich durch eine Querwand in eine innere Basalzelle, die sich nicht weiter veränderte, und in eine äussere Zelle, die als Scheitelzelle fortwachsend zwei Segmentreihen bildete; jedes Segment wurde durch eine Tangentialwand in eine innere und eine äussere Zelle zerlegt, so dass das junge Prothallium aus vier kurzen, eine axile Reihe darstellenden Zellen bestand, die von zwei Reihen seitlicher Zellen, der Basal- und der Scheitelzelle umgeben waren; weitere Entwickelungsstufen aufzufinden gelang nicht. Erst 15 Jahre später (1872) fand Fankhauser zwischen Moosen in der Schweiz ganz entwickelte Prothallien von Lycopodium annotinum: das eine war noch in Verbindung mit der jungen Pflanze der zweiten Generation (Fig. 326). Diese Prothallien, unter Lichtabschluss erwachsen, waren gelblich weisse, wulstig lappige Gewebekörper mit kleinen spärlichen Wurzelhaaren; auf der Oberseite fanden sich, dem Gewebe ganz eingesenkt, zahlreiche Antheridien, welche ovoidische, oben nur von einer Zellschicht des Prothalliums bedeckte Höhlungen im Gewebe darstellen, die mit sehr zahlreichen Spermatozoidmutterzellen erfüllt sind; die Gestalt der Spermatozoiden selbst war nicht deutlich. — Da dieselben Prothallien zwar keine Archegonien mehr, wohl aber junge Pflanzen trugen, so

1) Bischoff: die kryptogamischen Gewächse. Nürnberg 1828. — Spring: Monographie de la famille des Lycop. (Mem. de l'Acad. roy. belgique 1842 und 1849). — Cramer: über Lycop. Selago in Nägeli und Cramer pfl. phys. Unters. Heft 3, 1855. — De Bary: über die Keimung der Lyc. in Ber. der naturf. Ges. zu Freiburg i. Br. 1858. Heft 4. — Nägeli und Leitgeb: über die Wurzeln in Nägeli's Beitr. zur wiss. Bot. Heft 4, 1867. — Payer: Botanique kryptogamique. Paris 1868. — Hegelmaier: bot. Zeitg. 1872. No. 45 ff. — Russow: vergl. Unters. Petersburg 1872, p. 128. — Mettenius: über Phylloglossum bot. Zeitg. 1867. — Juranyi: über Psilotum bot. Zeitg, 1871 p. 180. — Fankhauser: bot. Zeitg. 1873 No. 1. — Strasburger: bot. Zeitg. 1873 No. 6 ff.

folgt, dass Lycopodium nur einerlei Sporen bildet, was mit der directen Beobachtung derselben auch vollkommen übereinstimmt, und dass also die Prothallien monoecisch sind, ein Merkmal, welches die Lycopodien von den Isoëten und Selaginellen sofort scharf scheidet, ebenso wie die beträchtliche Massenentwickelung des Prothalliums, welches hier ganz unabhängig ausserhalb der Spore lebt. Wahrscheinlich werden sich nun auch die anderen nur mit einerlei Sporen versehenen Gattungen: Psilotum, Tmesipteris, Phylloglossum ähnlich verhalten. Das Prothallium von Lycopodium bildet offenbar mehrere Archegonien, da Fankhauser neben der entwickelten Keimpflanze noch minder weit gediehene Anlagen junger Pflanzen vorfand. Aus der Anheftung der Pflanzen am Prothallium ist zu schliessen, dass die Archegonien auf der Oberseite, in der Tiefe der Rinnen zwischen den Wülsten entstehen.

2) Die zweite Sporenbildende Generation. Aus dem eben Gesagten folgt, dass wir über die Embryobildung nichts wissen. Die von Fankhauser gefundenen jungen Pflänzchen waren aber mittels eines etwa stecknadelkopfgrossen Höckers dem Gewebe des Prothalliums eingesenkt, der offenbar dem Fuss der Farnkräuter entspricht und seitlich an der Basis des Stammes und der ersten Wurzel sitzt.



Fig. 326. Lycopodium annotinum nach Fankhauser. — *p* das Prothallium, *l* die junge Pflanze; *w* Wurzel derselben (nat. Gr.).

Der Habitus der erwachsenen Pflanzen ist bei den verschiedenen Gattungen beträchtlich verschieden. Bei Lycopodium kommen Arten vor, deren Stamm aufrecht wächst und aufrechte Verzweigungen bildet (L. Selago), in welchem Falle die in der unteren Region entspringenden Wurzeln im Stammgewebe oft abwärts wachsen und erst an der Basis büschelförmig austreten (L. phlegmaria, ulicifolium u. a.); sehr häufig kriechen die Hauptstämme und ihre kräftigsten Zweige auf der Erde hin, indem sie hier und da Wurzeln in die Erde treiben, nur gewisse Laubsprosse und zumal die die Sporangienähren tragenden Gabeläste wachsen aufwärts; solche Formen neigen zur Bilateralität, die sich besonders in der Structur des axilen Fibrovasalkörpers ausspricht. Alle Arten sind mit kleinen, oft langen, schmalen Blättern dicht belaubt. Der verschiedene Habitus wird vorwiegend durch die Art und Weise bedingt, wie die einzelnen Gabelsprosse sich mehr oder minder kräftig ausbilden. Die Sporangien erscheinen in den Axeln gewöhnlicher Laubblätter (Selago), oder gewöhnlich in denen anders geformter und gefärbter, welche die gipfelständigen Aehren besonderer, oft eigenthümlich geformter Fruchtsprosse bilden. — Bei Psilotum erhebt sich der sehr vielfach dichotomirte, überall gabelig entwickelte, dünne Stamm in Form eines mageren Strauches aus der Erde, wo ein Verzweigungssystem des Stammes selbst die Wurzeln der ganz wurzellosen Pflanze ersetzt; die Blätter sind spärlich und selbst am oberirdischen Theil des Sprossungssystems nur als kleine spitze Schüppchen entwickelt. Die Sporangien erscheinen zu je drei (bis vier) an ganz kurzen kleinen Seitensprossen der langen Gabeläste, ohne dichte Fruchtstände zu bilden.

Aehnlich verhält sich in dieser Beziehung Tmesipteris mit viel grösseren Blättern. Sehr fremdartig steht neben diesen Gattungen Phylloglossum, ein kleines, nur wenige Centimeter hohes Pflänzchen Australiens, das aus einer kleinen Knolle einen Stengel treibt, der unten eine Rosette von wenigen, langen Blättern bildet und eine oder einige Seitenwurzeln erzeugt, dann aber als dünner Schaft verlängert oben eine kleinblättrige Sporangienähre trägt. Die Pflanze erneuert sich durch Adventivsprosse, die aus einer Knolle mit einer blattlosen Knospenanlage bestehen, in dieser Beziehung unseren einheimischen Ophrydeen ähnlich.

Die Entwickelungsgeschichte der Vegetationsorgane ist nur bei den einheimischen Lycopodien im Zusammenhang, bei den anderen Gattungen nur bruchstückweise bekannt. Das Beste davon verdanken wir den Arbeiten Hegelmaier's, Leitgeb's und Nägeli's. Das fortwachsende Ende des Lycopodiumsprosses besitzt nach Cramer, Pfeffer und Hegelmaier, so wie nach dem, was ich selbst gesehen, keine Scheitelzelle, ebensowenig wie die Spitze des wachsenden Blattes und der Wurzel. Ein kleinzelliges Urmeristem, an welchem eine Sonderung in Dermatogen und Periblem nicht zu erkennen ist, bildet den Vegetationspunct des Sprosses, in welchem der procambiale Fibrovasalstrang bis nahe zum Scheitel vordringt. Bei L. Selago ist der Scheïtel flach, bei L. complanatum, clavatum, annotinum, alpinum u. a. überragt er kuppelartig die jüngsten Blätter. Aehnlich wie bei den Phanerogamen werden die Blätter und neuen Sprossanlagen (Gabelsprosse und Brutknospen) nicht aus einzelnen Zellen des Vegetationspunctes, sondern aus Zellengruppen hervorgebildet, die zugleich die äusserste und tiefer liegende Schichten des Urgewebes umfassen.

Die Verzweigung des Lycopodiumstammes kann typisch als Dichotomie bezeichnet werden, wenn auch nach Hegelmaier häufig genug die erste Anlage neuer Sprosse neben dem fortwachsenden Scheitel des Muttersprosses erfolgt; in allen Fällen aber geschieht dies (abweichend von den Phanerogamen) oberhalb der jüngsten Blätter und ohne irgend welche gesetzliche Beziehung zu deren Stellung. Bei L. Selago erscheinen nach Cramer auf der ebenen Scheitelfläche zwei neue Vegetationspuncte von gleicher Stärke neben einander, um sich später auch gabelig fortzubilden; ähnlich fand es Hegelmaier bei den vegetativen Sprossen heterophyller Arten (L. complanatum, chamaecyparissus); in diesen Fällen findet also Dichotomie statt; dagegen zeigen die vegetativen Sprosse von L. clavatum und annotinum, die kriechenden von inundatum am stark emporragenden Vegetationskegel eine seitliche Protuberanz als neue Zweiganlage, doch so, dass man die Erscheinung immerhin noch als der Dichotomie nahe verwandt betrachten kann; die Gabelung des Aehrenstiels von L. alpinum zeigt eine andere Form der Dichotomie, insofern der Vegetationskegel durch zwei rechts und links von ihm auftretende neue Vegetationspuncte verbreitert wird, dann selbst zu wachsen aufhört, während die beiden Seitensprosse gabelig fortwachsen, wobei der Scheitel des Muttersprosses ganz unterdrückt wird. — Die den Selaginellen ähnlichen, vierzeilig beblätterten Lycopodien (L. complanatum, chamaecyparissus) verzweigen sich nur in einer Ebene, die mit der der grösseren Seitenblätter zusammenfällt; die anderen Arten mit spiraliger oder vielzählig quirliger Blattstellung lassen ihre Dichotomien successive in verschiedenen, also sich kreuzenden Ebenen stattfinden. — Als Zweigbildungen eigenthümlicher Art erkannte Hegelmaier die Brutknospen, welche nur bei manchen Arten (L. Selago, lucidum, re-

flexum) vorkommen. Diese sich später von selbst ablösenden, mit einigen Blättern und einer Wurzelanlage versehenen Brutknospen entstehen an Stelle je eines Blattes am Spross. — Da die Blätter von Anfang an dicht gedrängt über und neben einander entstehen, somit die Oberfläche des Stammes dicht bedecken, so fehlen ursprünglich nicht nur Internodien (ähnlich wie bei Ophioglossum, Marattia, Aspidium, Isoëtes), sondern es fällt auch die äussere Rindenschicht des Stammgewebes genetisch mit dem Gewebe der Blattbasen zusammen; erst durch späteres intercalares Wachsthum rücken die Blätter aus einander und tritt eine in vielen Fällen scharfe Grenze zwischen Blattbasis und Stamm ein.

Die Blattanlagen der Lycopodien erscheinen am Vegetationskegel als vielzellige Protuberanzen von beträchtlicher Breite; sie wachsen anfangs an der Spitze fort, die aber meist bald in eine haarartige Verlängerung sich verliert, während das Wachsthum basalwärts intercalar fortschreitet. Die Grösse und Form der Blätter ist sehr verschieden von Art zu Art; immer aber sind sie einfach, unverzweigt, nicht gestielt, mit schmaler Basis sitzend, zuweilen dem Stamm bis auf die freie Spitze aufliegend (ähnlich wie bei Thuja); gewöhnlich aber sind sie ganz frei, nadelförmig oder nur von geringer Breite: wie bei allen Dichotomen ist nur ein Mittelnerv (keine Seitennerven) vorhanden. Die Blattstellung ist bald verticillirt, bald schraubig, zuweilen beides an derselben Pflanze. Die Wirtelstellung kann in desussirten Paaren, in drei-, vier- oder vielgliedrigen Quirlen auftreten, die bei kriechenden Stämmen meist auf eine die Axe schief schneidende Querzone gesetzt sind; die Zahl der Quirlglieder ist selbst an derselben Sprossaxe variabel. Nach Hegelmaier sind die Blattquirle ächte, ihre Blätter entstehen simultan auf gleicher Höhe am Vegetationspunct; ebenso sind aber auch die schraubigen Stellungen von Anfang an schraubig und in ihren Divergenzen treten keine auffallenden Verschiebungen ein. Sehr merkwürdig sind die kleinen und dabei höchst variablen Divergenzen der Blätter, die schon Braun erkannte; er fand bei L. clavatum die Divergenzen $^2/_9$, $^2/_{11}$, $^2/_{13}$, $^2/_{15}$, $^2/_{17}$ bei schraubiger Anordnung und vier- bis achtgliedrige Quirle; bei annotinum $^2/_7$, $^2/_9$ Divergenz und vier- bis fünfgliedrige Quirle; bei L. inundatum $^2/_9$ Divergenz und fünfgliedrige Quirle u. s. w. (bot. Zeitg. 1872, p. 815).

Der vielfach gegabelte mehrkantige, dünne Stamm von **Psilotum** soll mit dreiseitiger Scheitelzelle fortwachsen, welche nach Nägeli und Leitgeb (an den unterirdischen Sprossen) drei schraubig gewundene Reihen von Segmenten bildet, indem die Hauptwände (wie bei vielen Moosen) in anodischer Richtung vorgreifen. Die kleinen, entferntstehenden, sogar des *Gefässbündels ganz entbehrenden* Blätter zeigen in ihrer Stellung auf den Kanten des Stammes keine Beziehung zu den Dichotomien desselben. Psilotum triquetrum ist ein völlig wurzelloser Strauch, der aber zahlreiche unterirdische Sprosse bildet, welche den Dienst der Wurzeln versehen und diesen ungemein ähnlich sind. An den der Bodenoberfläche näher hinziehenden Rhizomsprossen bemerkt man mit der Lupe winzig kleine Blätter von weisslicher Farbe und pfriemlicher Gestalt; die tiefer liegenden, wurzelähnlichen Sprosse haben ein stumpferes Ende und lassen auch mit der Lupe keine Spur von Blättern erkennen; während bei jenen der anatomische Bau noch dem der ächten Stammaxen dieser Pflanze entspricht, sind bei den letztgenannten die Gefässstränge, wie bei ächten Wurzeln, in eine axile Gruppe vereinigt. Die noch mit sichtbaren Blattrudimenten versehenen Sprosse können

sich aufwärts wenden, ergrünen und in gewöhnliche Laubsprosse sich umwandeln, die wurzelähnlichen Triebe, die sonst dünner sind, können sich ebenfalls aufwärts wenden, dabei dicker werden und das Ansehen gewöhnlicher, oberflächlicher Rhizomsprosse annehmen. In diesem Puncte also unterscheiden sie sich schon von ächten Wurzeln, noch mehr aber durch den Mangel einer Wurzelhaube; sie endigen in einer Scheitelzelle, die nach verschiedenen Richtungen hin alternirend schiefe Segmente bildet. Das Wichtigste aber ist, dass diese Sprosse wirklich Blattanlagen besitzen, diese bestehen aber nur aus wenigen Zellen, die nicht über die Oberfläche hervorragen, sondern im Gewebe versteckt bleiben. Man erkennt sie am besten im Längsschnitt, wo sie aus einer Scheitelzelle und aus zwei bis fünf Zellen in der charakteristischen Anordnung der Blätter bestehen. Solche wenigzellige Blattanlagen kommen auch an den gewöhnlichen Rhizomsprossen vor, wo sie sich aber weiter entwickeln, zumal wenn das Sprossende über den Boden hervortritt. Die wurzelähnlichen Sprosse verzweigen sich wie die gewöhnlichen, es wird aus einer der Scheitelzelle zunächst liegenden Zelle durch eine schiefe Wand eine Zelle abgeschnitten, welche der Anfang des neuen Sprosses ist.

Die anderen, genannten Gattungen haben ächte W u r z e l n ; bei den kriechenden oder kletternden Hauptstämmen der Lycopodien kommen sie einzeln hervor, um in dem Boden eindringend in gekreuzten Ebenen zu dichotomiren; es wurde schon erwähnt, dass bei aufrecht wachsenden Lycopodienstämmen z. B. denen von L. Selago, phlegmaria, ulicifolium sämmtliche Wurzeln als ein Büschel an der Basis des knollig aufschwellenden Stammes austreten; diese Wurzeln entspringen jedoch viel höher oben im Stamm, nach Strasburger bis 5 Ctm. hoch und selbst über der ersten Gabelung; sie entstehen selbstverständlich am Umfang des axilen Fibrovasalkörpers, haben aber das Eigenthümliche, dass sie im Inneren des Grundgewebes des Stammes hinabwachsen und dort gelegentlich sogar dichotomiren (man vergl. übrigens Angiopteris p. 412).

D i e S p o r a n g i e n der Gattung Lycopodium sitzen einzeln auf der Basis der Blätter, oder in deren Axeln: sie sind wie bei allen Dichotomen beträchtlich grösser als bei den Farnen; sie sind kurz und breit gestielt, die Kapsel ungefähr nierenförmig, quer zur Mediane des Fruchtblattes verbreitert. Sie springen durch einen in dieser Richtung über den Scheitel hinlaufenden Riss auf, in zwei an der Basis vereinigt bleibende Klappen. Die darin enthaltenen kugeltetraëdrisch geformten, ziemlich kleinen Sporen sind sehr zahlreich, von gleicher Form und Grösse und mit verschiedenen Verzierungen des Exosporiums versehen. — Nachdem ich in der ersten Auflage des vorliegenden Buches (1868) darauf hingewiesen hatte, dass die Sporangien der Lycopodien von Anfang an als vielzellige Protuberanzen des Blattgewebes erscheinen, über welche die junge Epidermis ununterbrochen hinläuft, haben Hegelmaier und Russow diese Thatsache bestätigt und erweitert. Sie erscheinen anfangs als flache, die ganze Breite des Blattgrundes einnehmende Buckeln, gebildet von inneren Gewebeschichten, über welche die Epidermis hinläuft; durch tangentiale Theilungen in der letzteren wird die zwei- bis vierschichtige Sporangiumwand angelegt, während aus den darunter liegenden Zellen, die einen rundlichen Klumpen bilden, die Mutterzellen der Sporen entstehen. Diese isoliren sich, bilden sehr dicke Wände und nach angedeuteter Zweitheilung zerfallen sie in vier Fächer (sogen. »Specialmutter-

zellen*), innerhalb welcher jeder der vier Protoplasmakörper sich mit der bleibenden Sporenhaut umgiebt; erst wenn diese ihre Buckeln, Stacheln und dergl. erhalten hat, lösen die Kammerwände der Mutterzellen sich auf.

In mancher Hinsicht zweifelhaft ist die Natur der Sporangien von Psilotum und Tmesipteris. Bei Psilotum erscheinen die kurzen Zweige, an denen die scheinbar dreifächerigen Sporangien entstehen, als Papillen am Vegetationskegel, die nach Juranyi ebenso wie die vegetativen Zweige mit einer dreiseitigen Scheitelzelle versehen sind. Von dem Gefässbündel des Muttersprosses ausgehend verläuft ein solches in diese Papille, ohne jedoch deren mittlere Höhe zu überschreiten. Die beiden kleinen Blättchen dieser fertilen Sprosse, die man früher für ein zweitheiliges Blatt hielt, entstehen gesondert an der Papille und verschmelzen erst später. — Die Papille selbst besteht noch in einem ziemlich späten Zustand aus gleichartigem Gewebe, welches sich, ähnlich wie bei den Antheren der Phanerogamen, in Wandschichten und drei Gruppen von Sporenmutterzellen sondert; es entstehen so drei durch Längswände und eine axile Gewebemasse gesonderte Loculamente, die stark nach aussen protuberiren. Ich halte diese drei Loculamente für ebenso viele Sporangien, die um den Gipfeltheil des fertilen Sprosses, in welchem das axile Gefässbündel emporsteigt, entstehen. — Bei Tmesipteris sitzt das langgezogene, durch eine Querwand, wie es scheint, zweikammerige Sporangium auf einem kleinen Seitenspross, der rechts und links ein Blatt trägt.

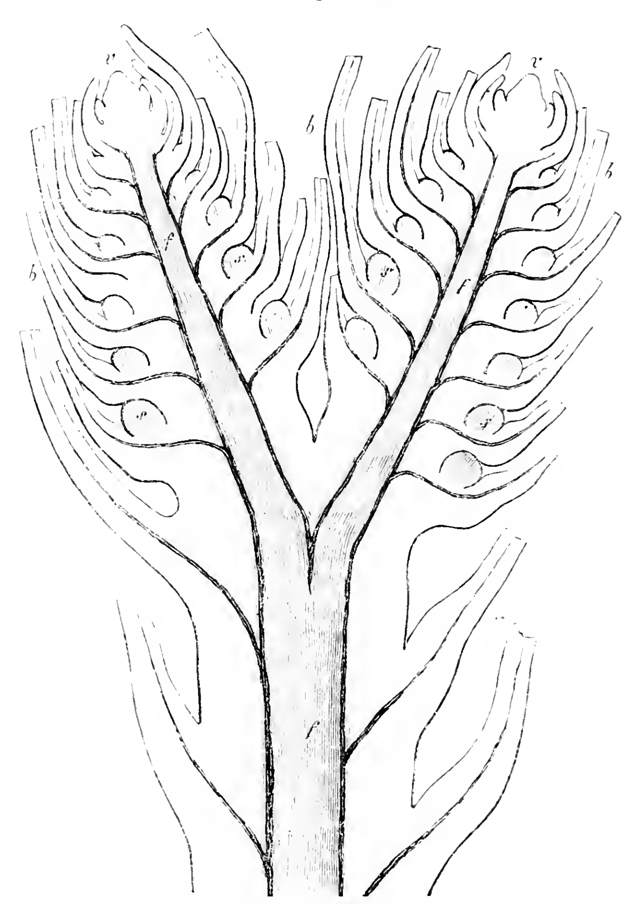


Fig. 327. Ein dichotomirter Fruchtzweig von Lycopodium Chamaecyparissus im Längsschnitt, schwach vergr. — *f f* der axile Fibrovasalkörper, *b b* Blätter; *s s* die jungen Sporangien.

Gewebeformen: Die Epidermis der Blätter von L. annotinum, clavatum, Selago hat auf beiden Seiten Spaltöffnungen, oft in kleinen Gruppen; die vierzeilig beblätterten heterophyllen Arten haben auf der inneren Blattfläche Stomata, auf der Aussenfläche nur an der

erdwärts gekehrten Seite des angewachsenen Theiles. Die Wurzelepidermis ist zuweilen wie bei L. clavatum stark cuticularisirt.

Das Grundgewebe des Stammes ist zuweilen, wie bei L. inundatum überall dünnwandig, gewöhnlich aber, zumal die inneren Lagen dickwandig, prosenchymatisch, selbst sclerenchymatisch, jedoch nicht gebräunt, wie bei den Farnen (Fig. 328). Gegen den axilen Fibrovasalcylinder grenzt sich das Grundgewebe durch eine kräftig ausgebildete Strangscheide ab, welche 1—3 schichtig ist. — In den Blättern der heterophyllen Arten sind Lufthöhlen im Grundgewebe, bei L. inundatum auch im Stamm; bei dieser Art fand Hegelmeier auch in Stamm und Blättern (je einen im Mittelnerv) Gummigänge, welche durch Auseinanderweichen von Zellen entstehen; die Grenzzellen ragen dann wie kolbige Haare in den Gang hinein; L. annotinum hat solche Gänge nur in der Aehre.

Die Fibrovasalstränge der Lycopodien sind sehr characteristisch: in Stamm und Wurzel je ein axiler mächtiger Strang von meist rundem Querschnitt. In diesem liegen (Fig. 328) Bänder von Xylem ganz getrennt, oder in verschiedener Weise unter sich verschmelzend, so dass das Xylem Figuren bildet, welche durch einen axilen Längsschnitt symmetrisch halbirt werden. Querschnitte in verschiedenen Höhen eines Sprosses zeigen verschiedene Bilder des Xylems, weil die Bänder in ihrem Längslauf anastomosiren. Diese Xylembänder bestehen wie bei den Farnen aus oben und unten zugespitzten Tracheiden, die von aussen nach innen an Weite zunehmen und, wenn sie eng sind, rundliche, wenn sie weit sind, spaltenförmige Tüpfel haben. Nur an den äusseren Kanten der Xylembänder liegen sehr enge Spiralfaserzellen. Die Concavität der Bänder ist in kriechenden und schiefen Stämmen immer aufwärts gerichtet; sie sind in eine engzellige Phloëmmasse eingeschlossen, in welcher zwischen den Bändern weitere Zellen reihenweise liegen, die, wenn sie auch nach Hegelmeier keine Siebplatten besitzen, doch als Repräsentanten der Siebröhrenzellen gelten werden. Zwischen den äusseren Kanten der Xylembänder liegen am Umfang die »Protophloëmzellen« (bastähnliche Fasern); es findet also eine Anordnung statt, die in mancher Beziehung an die im Axencylinder der Wurzel erinnert. Innerhalb der Strangscheide ist das peripherische Phloëm von einigen Schichten weiterer Zellen umgeben, die Hegelmeier als Phloëmscheide bezeichnet und die wohl auch der gleichnamigen Schicht der Farne entspricht. — Ich halte an meiner früher ausgesprochenen Ansicht, dass der Axencylinder im Stamm der Lycopodien aus mehreren unter sich verschmolzenen Fibrovasalsträngen besteht, fest, da Hegelmaier's Einwand dagegen, dass die Xylembänder nicht ihrem ganzen Längslaufe nach isolirt sind, keineswegs stichhaltig ist und die Aehnlichkeit mit dem Axencylinder der Wurzeln ebenfalls für meine Auffassung spricht. — Die Blätter enthalten je einen sehr einfach gebauten, dünnen Fibrovasalstrang, der von der Blattbasis aus die Stammrinde sehr schief durchsetzt, um sich tiefer unten an eine Xylemkante des Axencylinders des Stammes anzulegen: Bei Psilotum fehlen die Blattstränge gänzlich, der Axencylinder enthält nach Russow ein kantiges Xylemrohr, an dessen Umfang einige Gruppen von engen Spiralgefässen vertheilt sind.

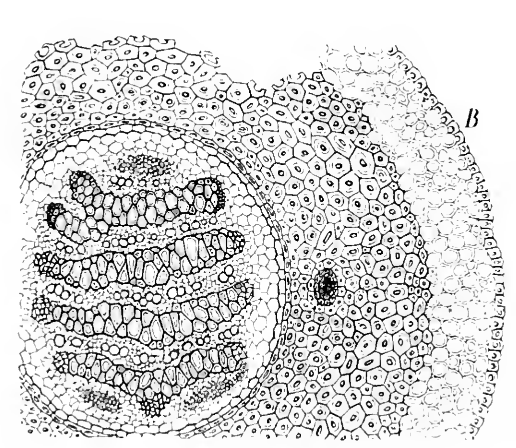


Fig. 328. Querschnitt einer Sprossaxe von Lycopodium Chamaecyparissus.

Der axile Strang ist ein stammeigener; er lässt sich im procambialen Zustand bis dicht

unter den Scheitel verfolgen; in ihm werden zunächst die Züge der Spiralfaserzellen der Xylembänder gebildet, an welche sich die gleichen Gebilde der Blattstränge anlegen (Fig. 327), lange bevor die Ausbildung der Tracheiden beginnt.

## Ordnung II. Die Ligulaten [1]).

1) Die Geschlechtsgeneration. Wie in der Klasse der Filicineen die Rhizocarpeen, so erzeugen auch in der Klasse der Dichotomen die Gattungen Selaginella und Isoëtes, die wir als die Ligulaten zusammenfassen, zweierlei Sporen: grosse weibliche Makrosporen und kleine männliche Mikrosporen. Wie dort, ist auch hier mit dem Zurückgreifen der Sexualdifferenz auf die Sporenbildung die Eigenthümlichkeit verbunden, dass die beiderlei Sporen bei ihrer Keimung auf möglichst einfachem Wege ihren Endzweck, die Bildung der Befruchtungsorgane zu erreichen suchen, indem der aus der Spore entstehende Vegetationskörper, das Prothallium, nicht mehr eine selbständig vegetirende Pflanze, sondern nur eine Gewebebildung innerhalb der Spore darstellt. Die Art, wie dies stattfindet, ist jedoch bei den Ligulaten in wesentlichen Puncten eine andere als bei den Rhizocarpeen.

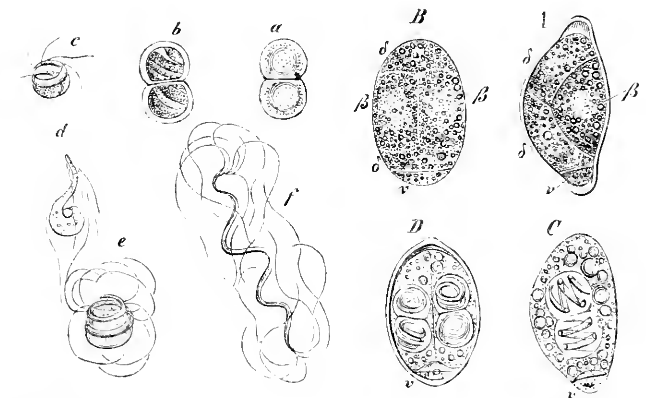



Fig. 329. Keimung der Mikrosporen von Isoëtes lacustris nach Millardet. — *A* und *C* Mikrosporen von der rechten Seite, *B* und *D* von der Bauchseite gesehen; in *A* und *B* die Bildung des Antheridiums: δ δ dessen Blüthenzellen, β β dessen Bauchzellen; in *C* und *D* die Spermatozoidenbildung, die δ und β wieder verwischt; *v* ist in *A* bis *D* die vegetative Zelle (Prothallium Millardet's). — *a* bis *f* Entwickelung der Spermatozoiden (*A*—*D*, *a*—*d* ist 580mal, *e* und *f* 700mal vergr.).

Die Mikrosporen von Isoëtes und Selaginella erzeugen aus ihrem Inhalt nicht unmittelbar, wie man früher glaubte, die Mutterzellen der Spermatozoiden; der citirten Abhandlung Millardet's verdankt man die Kenntniss der für die Verwandtschaft der höheren Kryptogamen mit den Gymnospermen wichtigen Thatsache, dass sich der Inhalt der Mikrosporen mit deren Reife in einen wenigzelligen Gewebekörper umformt, von dessen Zellen eine steril bleibt und als rudimen-

1) Hofmeister: vergl. Unters. 1851. —Hofmeister: Entw. der Isoëtes lac. in Abh. der K. sächs. Ges. der Wiss. IV 1855. — Nägeli und Leitgeb: über Entstehung und Wachsth. der Wurzeln in Nägeli's Beitr. zur wiss. Bot. Heft IV. 1867. — A. Braun: über Isoëtes in Monatsber. der berliner Acad. 1863. — Milde: Filices Europae et Atlantidis. Leipzig 1867. — Millardet: le prothallium male des crypt. vasc. Strasburg 1869. — Pfeffer: Entw. des Keims der Gattung Selaginella in Hanstein's bot. Abhandl. IV. 1871. — Janczewski: bot. Zeitg. 1872, p. 441. — Tschistiakoff: über Sporenentw. von Isoëtes in Nuova jiornale Botanica Ital. 1873, p. 207. — Russow: vergl. Unters. Petersburg 1872 p. 134 ff.

täres Prothallium gedeutet werden kann, während aus den anderen die Mutterzellen der Spermatozoiden hervorgehen; diese können daher für ein rudimentäres Antheridium gelten.

Die Mikrospore von Isoëtes lacustris wird nach der Winterruhe in eine sehr kleine sterile und eine den ganzen übrigen Inhalt umfassende grosse Zelle zerlegt (Fig. 329 *A*—*C*): jene, durch eine feste Zellstoffwand abgeschlossen (*v*), erleidet keine erheblichen Veränderungen mehr; die letzte dagegen zerfällt in vier hautlose Primordialzellen, von denen die beiden bauchständigen je zwei, zusammen also vier Spermatozoidmutterzellen erzeugen. — Für die Selaginellen bestätigt Pfeffer die Angaben Millardet's, dass auch hier, lange vor dem Ausfallen der Sporen aus dem Sporangium zunächst eine kleine sterile Zelle durch eine feste Wand abgetrennt wird, und dass die andere grosse in eine Anzahl (6—8) primordialer Zellen (Fig. 331 *A*—*D*) zerfällt; er fand jedoch ihre Anordnung bei S. Martensii und caulescens anders, als sie Millardet für S. Kraussiana angiebt, was mit Rücksicht auf ähnliche Differenzen am Antheridium der Farne unerheblich scheint; die wesentliche Differenz beider Beobachter besteht aber darin, dass nach Millardet nur zwei innere Zellen die Mutterzellen der Spermatozoiden liefern, die, dann sich vermehrend, die übrigen verdrängen und die Spore ausfüllen, während Pfeffer bei seinen Arten findet, dass die zuerst entstandenen Primordialzellen (des Antheridiums) sich sämmtlich weiter theilen und endlich in der Bildung von Spermatozoiden aufgehen. Diese letztere wurde mit den Angaben Millardet's übereinstimmend gefunden. Bei Isoëtes sind die Spermatozoiden lang und dünn, an beiden Enden sich verdünnend und beiderseits in einen Pinsel dünner, langer Cilien zerspalten; bei Selaginella sind sie kürzer, hinten dick, nach vorn fein ausgezogen und dort in zwei feine, lange Cilien zertheilt; im vollständig entwickelten Zustand sind die Spermatozoiden gestreckt schraubig oder kurz spiralig zusammengerollt. — Ihre Entstehung in den Mutterzellen ist in beiden Gattungen die gleiche und stimmt im Wesentlichen mit der bei den Farnen überein. Ein Zellkern ist zur Zeit der Anlage des Spermatozoids nicht vorhanden; der Inhalt der Zelle ist vollkommen homogen; das Spermatozoid entsteht aus einer glänzenden, kaum granulirten Protoplasmamasse, welche eine Vacuole umschliesst, indem sich die Cilien des einen Endes zuerst bilden, der schraubige Körper durch eine Art Spaltung des Protoplasma von vorn nach hinten fortschreitend sich differenzirt; nach seiner Entstehung ist das Spermatozoid um die centrale Vacuole spiralig herumgelegt; diese letztere, von einem feinen Häutchen umgeben, bleibt nicht selten am Hinterende des ausgeschlüpften Spermatozoids hängen und wird von diesem mit fortgeführt. — Die Bewegung dauert bei denen von Isoëtes nicht länger als fünf Minuten, bei Selaginella $^1/_2$—$^3/_4$ Stunde. — Vom Beginn der Keimung bis zur vollständigen Entwickelung der Samenfäden sind bei Isoëtes ungefähr drei

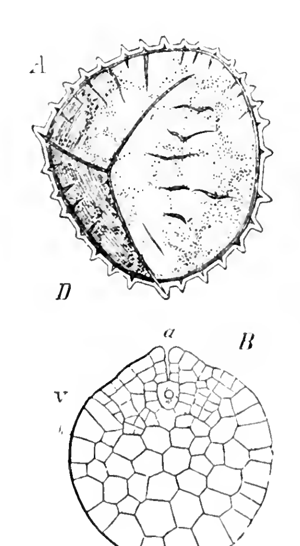



Fig. 330. Isoëtes lacustris nach Hofmeister: *A* Makrospore zwei Wochen nach der Aussaat, in Glycerin durchsichtig gemacht (60); *B* Längsschnitt des Prothalliums, vier Wochen nach der Aussaat *a* Archegonium (40).

Wochen, dieselbe Zeit ist bei Selaginella von der Sporenaussaat an gerechnet nöthig.

Die Makrosporen erzeugen das weibliche Prothallium: in noch höherem Grade, als bei den Rhizocarpeen ist dieses ein endogenes Gebilde: es zeigt in dieser Hinsicht und in der Art seiner Entwickelung eine noch grössere Aehnlichkeit mit dem den Embryosack der Gymnospermen und selbst der Angiospermen erfüllenden Gewebe. — Bei Isoëtes beginnt wenige Wochen nach dem Freiwerden der Makrosporen aus dem verwesenden Makrosporangium der Innenraum mit Zellgewebe sich zu füllen, dessen Zellen anfangs noch sämmtlich nackt (hautlos) sind: erst wenn das ganze Endospor mit ihnen erfüllt ist, erscheinen sie durch feste Häute begrenzt (Fig. 330). Unterdessen verdickt sich die Haut des Endosporiums, differenzirt sich in Schichten und nimmt ein feinkörniges Aussehen an.

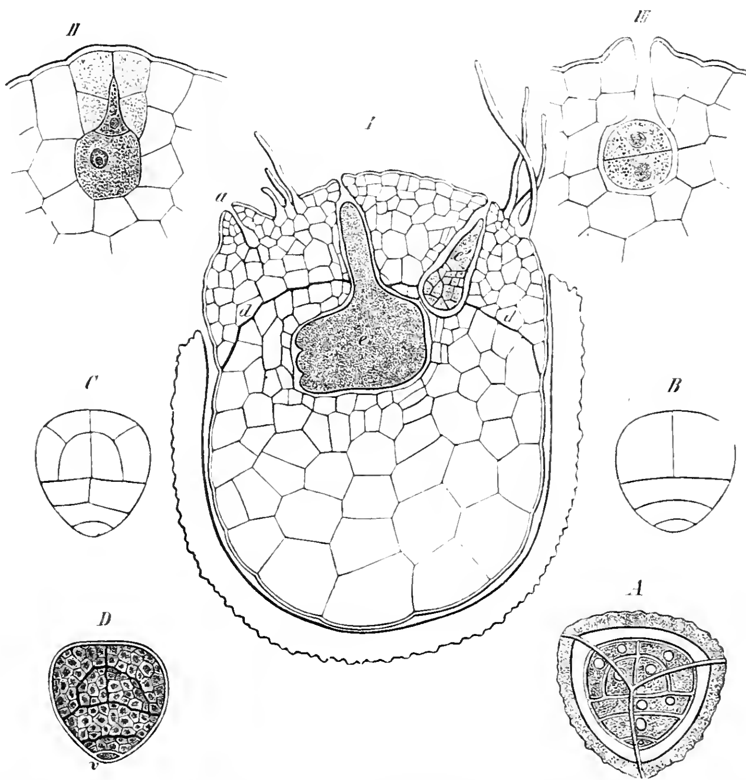



Fig. 331. Keimung von Selaginella nach Pfeffer. *I—III* S. Martensii, *A—D* S. caulescens. — *I* Längsschnitt einer mit Prothallium und Endosperm gefüllten Makrospore (*d* das Diaphragma), in welcher zwei Embryonen *e*, *e* in Bildung begriffen sind. — *II* ein junges, noch nicht geöffnetes Archegonium; *III* ein Archegonium mit der befruchteten und einmal getheilten Eizelle. — *A* eine die Theilungen des Endospors zeigende Mikrospore, *B*, *C* verschiedene Ansichten dieser Theilungen; *D* die Mutterzellen der Spermatozoiden im fertigen Antheridium.

Erscheinungen, die, wie Hofmeister hervorhebt, in gleicher Weise am Embryosack der Coniferen hervortreten. Indem nun das kugelige Prothallium aufschwillt, springen die drei zusammenstossenden Kanten des Exosporiums der Länge nach auf und lassen so einen dreistrahligen Spalt entstehen, an welchem das Prothallium nur noch von der Endosporiumhaut überzogen ist: auch diese »blättert sich

ab«, erweicht und lässt endlich die entsprechenden Partien des Prothalliums zu Tage treten. Auf dem Scheitel desselben erscheint das erste Archegonium; wird dieses nicht befruchtet, so können noch mehrere andere seitlich gelegen sich bilden. — Bei den Selaginellen findet man schon zu der Zeit, wo die Makrosporen noch im Sporangium liegen, die Scheitelregion jener mit einem kleinzelligen meniskenförmigen Gewebe ausgekleidet, welches wahrscheinlich während des Heranreifens der Spore durch Zerfallen einer Protoplasmaanhäufung entsteht. Dieses Gewebe erzeugt später die Archegonien und ist also das eigentliche Prothallium; einige Wochen nach der Aussaat aber beginnt unterhalb desselben im Sporenraum die Bildung freier Zellen, welche endlich den ganzen Raum erfüllen und zu einem grosszelligen Gewebe zusammenschliessen, welches Pfeffer, gestützt auf Erwägungen, denen auch ich mich anschliesse, mit dem Endosperm der Angiospermen vergleicht und dem entsprechend auch Endosperm nennt. Zur Zeit der Befruchtung und Embryobildung enthalten demnach die Makrosporen der Selaginellen ein Prothallium und gleichzeitig Endosperm. — Die Bildung der Archegonien beginnt schon vor dem Aufreissen des Exospors, welches hier ähnlich wie bei Isoëtes erfolgt. Das erste nimmt auf dem Scheitel des Prothalliums seinen Ursprung, andere entstehen, gleichgültig ob dieses befruchtet ist oder nicht, in centrifugaler Folge auf den freigelegten Theilen des Prothalliums.

Bei beiden Gattungen wird das Archegonium durch Theilung einer Oberflächenzelle parallel der Oberfläche angelegt; die äussere der beiden neuen Zellen zerfällt durch Kreuztheilung in vier, deren jede durch schiefe Quertheilungen in über einander liegende Zellen sich spaltet; so entsteht der bei Selaginella aus vier zweigliederigen, bei Isoëtes aus ebensoviel viergliedrigen Reihen gebildete Hals. Die untere der beiden ersten Zellen, die Innenzelle, treibt einen engen Fortsatz zwischen die Halszellen, der sich als Halscanalzelle absondert (Fig. 331 *II*); der untere umfangreiche Theil, die Centralzelle im Sinne Janczewski's, sondert nach diesem noch eine kleine Protoplasmaportion ab, welche der Bauchcanalzelle der anderen Archegoniaten entspricht, um sich dann als Eizelle zu constituiren, während die beiden Canalzellen verschleimen und aus dem geöffneten Hals ausgestossen werden, um die Spermatozoiden zur Eizelle eintreten zu lassen.

2) Die sporenbildende Generation. Anlage des Embryo. Die erste Theilung der Eizelle weicht hier von der der Farne und Rhizocarpeen insofern ab, als sie quer zur Axe des Archegoniums erfolgt; nach Hofmeister wird nun bei Isoëtes jede der beiden Zellen so getheilt, dass vier Quadranten entstehen, deren Beziehung zur ersten Wurzel, dem ersten Blatt, zum Stamm und Fuss des Embryo noch weiterer Aufklärung bedarf. — Die Embryobildung von Selaginella wurde neuerdings von Pfeffer ausführlich untersucht; aus der oberen Hälfte der Eizelle geht durch ansehnliche Längsstreckung der Embryoträger hervor, ein Gebilde, welches allen anderen Kryptogamen fehlt, bei den Phanerogamen aber allgemein vorkommt, und durch welches also die Selaginellen den Phanerogamen noch näher treten. Der Embryoträger bleibt selten eine einfache Zelle, gewöhnlich treten einzelne oder zahlreiche Theilungen in seinem unteren Theile auf (Fig. 332 *A*, *B*...). Der Embryo selbst entsteht aus der unteren Hälfte der Eizelle, die selbst als die primäre Scheitelzelle des Stammes zu betrachten ist, und als deren erstes Segment der Embryoträger zu gelten hat. Durch die Streckung des letzteren wird die Keimmutterzelle unter Compression und Resorption der betreffenden

Zellen in das Endosperm hinabgeschoben, in welchem sich nun der Embryo, ähnlich wie bei den Phanerogamen, weiter entwickelt. In der Keimmutterzelle werden unterdessen durch zwei schiefe Wände zwei Segmente abgeschnitten; aus jedem derselben geht ein Keimblatt und eine Längshälfte des hypocotylen Stammgliedes hervor, aus dem älteren Segment nehmen ausserdem Fuss und Wurzel ihren Ursprung. Zwischen beiden Segmenten liegt vorn die zweischneidig keilförmige Scheitelzelle des Stammes (Fig. 332 *A*, *B*). Indem die beiden Segmente unter zahlreichen Zelltheilungen in Gewebemassen übergehen, von denen sehr bald eine innere als Procambium des axilen Stranges, eine peripherische als Dermatogen und Periblem sich sondert, drängt sich seitlich unter dem ersten Blatte eine Anschwellung hervor, welche den Fuss darstellt; durch seine Ausdehnung wird

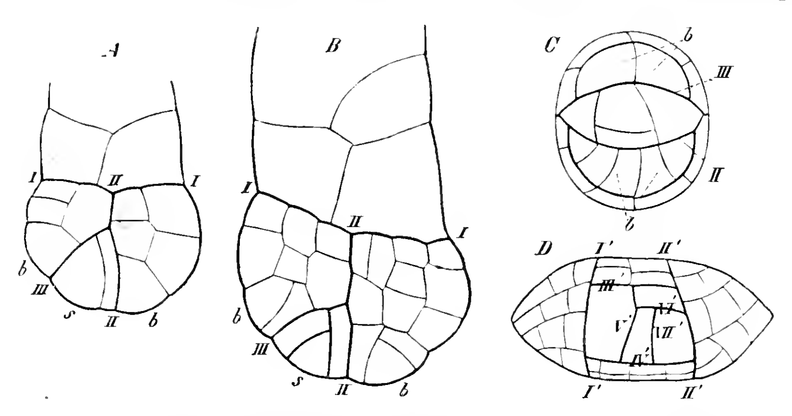



Fig. 332. Embryobildung von Selaginella Martensii nach Pfeffer. — *A*, *B* unterer Theil des Embryoträgers mit den ersten mehrfach getheilten Segmenten und der Scheitelzelle *s* der Stammanlage; *b b* die ersten Blätter. — *C* Scheitelansicht des vorigen. — *D* die Scheitel allein, von oben gesehen, im Begriff zwei neue Scheitelzellen (rechts und links) zu bilden. — *I*, *II*, *III* die Hauptwände der primären Scheitelzelle; *I'*, *II'*, *III'*, *IV'*, *V'*, *VI'*, *VII'* die Längswände, durch welche die beiden neuen Scheitelzellen gebildet werden.)

das Stengelglied nach der anderen Seite (Seite des jüngeren Segments) hinübergedrückt, so dass der Scheitel horizontal, später sogar aufwärts zu liegen kommt (Fig. 331 *I*), so dass endlich bei der beginnenden Streckung des Embryo die Knospe mit ihren ersten Blättern, den Cotyledonen, aufrecht aus dem Scheiteltheil der Spore herauswächst. Zwischen dem Fuss und dem Embryoträger bildet sich ziemlich spät die erste Wurzelanlage, eine Seitenwurzel, deren Scheitelzelle aus einer inneren Gewebezelle des älteren Segments entsteht, deren erste Wurzelkappe aber durch Spaltung des darüber hinziehenden Dermatogens in zwei Schichten angelegt wird; die späteren Wurzelkappen entstehen aus der Scheitelzelle der Wurzel selbst.

Es wurde früher erwähnt, dass bei Pteris und Salvinia die Lage der Scheitelzelle des fortwachsenden Stammes um 90 ° gegen die des Embryo gedreht ist. Etwas Aehnliches geschieht bei Selaginella insofern, als hier die zwischen den beiden ersten Blattanlagen liegende Scheitelzelle durch Wände so getheilt wird, dass dadurch eine vierseitige keilförmige Scheitelzelle entsteht (Fig. 332, *C*, *D*), deren Segmente in decussirten Paaren auftreten. In dem 5. oder 6. Segment wird nun durch eine gegen die vierseitige Scheitelzelle convex gekrümmte Wand eine zweite vierseitige Scheitelzelle formirt, so dass eine die beiden Scheitelzellen durchschneidende Längsebene rechtwinkelig sich schneidet mit der gemeinsamen Mediane der

ersten Blätter und der der ursprünglichen zweischneidigen Scheitelzelle. — Jede der beiden vierseitigen Scheitelzellen bildet nun einen Gabelspross, keine von beiden wächst in der Richtung des hypocotylen Gliedes fort: die Gabelung erfolgt also unmittelbar über den ersten Blättern oder den Cotyledonen. Die vierseitigen Scheitelzellen der beiden Sprossanlagen werden jedoch bald in zweiseitige, je zwei Segmentreihen bildende Scheitelzellen umgeformt.

Die Anlage aller Organe und die Dichotomirung findet immer vor dem Hervortreten des Embryo aus der Spore statt.

Aussere Gliederung. Der Stamm ist bei Isoëtes durch sein ausserordentlich geringes Längenwachsthum ausgezeichnet, womit hier wie auch sonst in ähnlichen Fällen (Ophioglosseen, Marattiaceen, manche Filices) der Mangel an Verzweigung zusammenhängt; Internodien werden gar nicht gebildet, die breit inserirten Blätter bilden eine dichte Rosette, ohne irgend eine freie Oberfläche des Stammes zwischen sich übrig zu lassen. Die mit den Blättern besetzte obere Region des Stammes ist in Form eines flachen Trichters nach der Mitte, dem Scheitel, hin eingesenkt (Fig. 333). Das beträchtliche dauernde Dickenwachsthum, wodurch sich der Stamm der Isoëten von dem aller anderen Kryptogamen [1]) unterscheidet, wird durch eine im Innern liegende, die centrale Gefässgruppe umgebende Meristemschicht bewirkt, die nach aussen hin beständig neue Parenchymlagen erzeugt; es geschieht dies vorwiegend nach zwei oder drei Richtungen des Querschnitts, so dass zwei oder drei hervortretende, von aussen langsam absterbende Gewebemassen entstehen, zwischen denen ebenso viele, auf der Unterseite des Stammes zusammentreffende tiefe Furchen liegen. Aus diesen treten die in acropetaler Ordnung erzeugten zahlreichen Wurzeln reihenweise hervor.

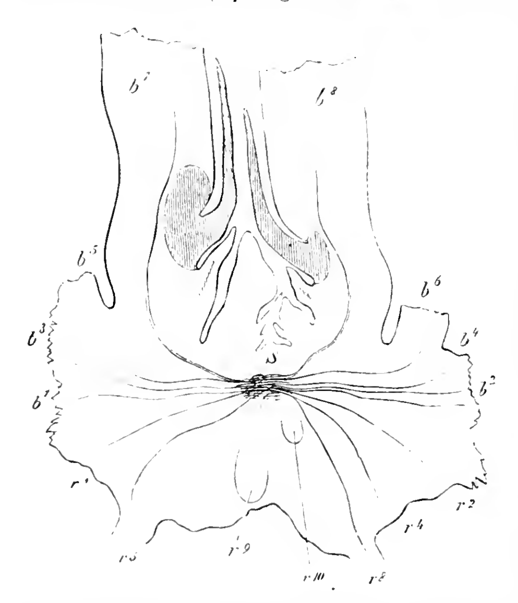


Fig. 333. Isoëtes lacustris nach Hofmeister: Längsschnitt rechtwinkelig zur Stammfurche, 10 Monate alt. *S* Stamm, $b^1$ bis $b^8$ Blätter, $r^1$ bis $r^{10}$ Wurzeln (30). Die Ligula der zwei entwickelten Blätter ist schraffirt.

Bei den Selaginellen bleibt der Stamm dünn, verlängert sich aber rasch unter häufig wiederholten Dichotomien und bildet deutliche Internodien. Das Stammende erhebt sich als schlanker Kegel über die jüngsten Blätter. Bei den Selaginellen herrscht die Neigung zu sympodialer, wickelartiger Ausbildung der dichotomischen Verzweigungssysteme vor, die nicht selten dahin führt, dass reichgegliederte Sprossesysteme, in einer Ebene bilateral entwickelt, einen bestimmten Umriss gewinnen und einem vielfach gefiederten Blatt ähnlich werden.

1) Vergl. jedoch das weiter oben über Botrychium und das unten über Lepidodendron Gesagte.

Ueberhaupt wird bei der geringen Grösse der Blätter dieser Gattung der Gesammthabitus ganz vorwiegend von der Ausbildung der Zweigsysteme bestimmt: die aus der Erstarkung einzelner Gabelsympodien hervorgehenden Hauptsprosse kriechen als Rhizome oder erheben sich schief, oder sie klettern aufrecht oder sie bilden die Hauptstämmchen baum- und strauchartiger Pflanzen. In allen diesen Fällen aber finden die wiederholten Dichotomien in einer Ebene statt und ist die in der Zweig- und Blattstellung so auffallend hervortretende Bilateralität bereits im fortwachsenden Scheitel der Sprosse vorhanden.

Die Blätter sind immer einfach, nicht verzweigt, nur von einem Gefässbündel durchzogen, oben in eine einfache Spitze auslaufend, die bei den Selaginellen oft in eine feine Granne übergeht. — Die grössten Blätter finden sich bei den Isoëten, wo sie von 4 bis 60 Ctm. Länge erreichen. Sie sind hier in einen basalen Theil, die Scheide, und einen oberen, die Lamina, gegliedert. Die Scheide ist nicht ganz stammumfassend, sie erhebt sich aber aus sehr breiter Insertion, nach oben zugespitzt, ungefähr dreieckig; hinten convex, ist die Scheide vorn concav und auf dieser Seite mit einer grossen Vertiefung (Fovea) versehen, in welcher das Sporangium befestigt ist; der Rand dieser Grube erhebt sich in Form eines dünnen häutigen Auswuchses, der bei vielen Arten sich über das Sporangium legt, dieses verhüllt (Velum). Oberhalb der Fovea, von dieser durch den »Sattel« getrennt, liegt ein kleines Grübchen, die Foveola, deren unterer Rand eine Lippe (Labium) bildet, während aus der Tiefe derselben sich ein häutiges Gebilde (die Ligula) erhebt, die ausserhalb der Grube gewöhnlich aus herzförmiger Basis nach oben zugespitzt ist. (Fig. 334 A). Die chlorophyllhaltige Lamina des Blattes, in welche die Scheide oben übergeht, ist schmal und dick, fast stielrund, vorn aber abgeflacht, und von vier weiten Luftcanälen durchzogen, welche durch Querwände septirt sind. Diese Form zeigen die fruchtbaren Blätter aller Isoëten; es entsteht jährlich eine Rosette derselben; zwischen je zwei Jahrescyclen aber bildet sich ein Cyclus unvollkommener Blätter, die bei I. lacustris nur eine kleinere Lamina, bei den landbewohnenden aber gar keine Lamina besitzen und somit schuppenförmige Niederblätter (Phylladen) darstellen.

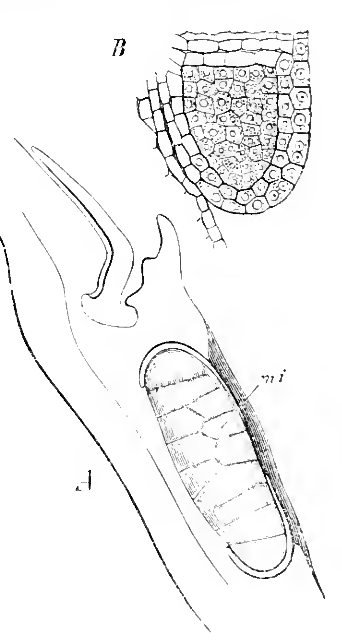


Fig. 334. Isoëtes lacustris nach Hofmeister. A Längsschnitt durch die Basis eines Blattes mit seinem Mikrosporangium mi (dieses noch unreif); B Längsschnitt des unteren Theils eines jungen Sporangiums (300).

Die Blätter der Selaginellen sind immer nur wenige Millimeter lang, aus schmaler Insertion meist erst herzförmig verbreitert nach oben zugespitzt, eirund bis lanzettförmig. Bei der Mehrzahl der Selaginellen sind die sterilen Blätter von zweierlei Grösse, die einen auf der Unterseite (Schattenseite) des schief aufsteigenden Stammes angeheftet (Unterblätter), sind viel grösser als die auf der Oberseite oder Lichtseite stehenden (Fig. 335 A) Oberblätter. Ober- und Unterblätter bilden immer vier Längsreihen (s. unten). Auf der Vorderseite über der Basis

entspringt auch hier eine Ligula, abwärts von welcher an den fertilen Blättern das Sporangium steht. Die fertilen Blätter bilden eine vierkantige, gipfelständige Aehre, sind unter sich gleich gross und meist etwas anders gestaltet als die sterilen Laubblätter.

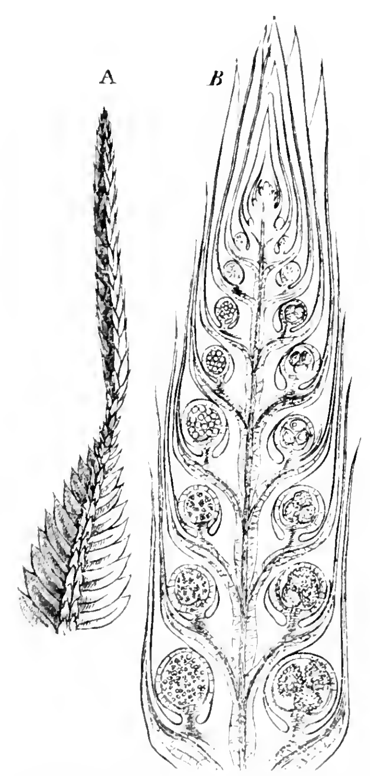



Fig. 335. Selaginella inaequalifolia: *A* fertiler Zweig ($^2/_1$), *B* Gipfel derselben im Längsschnitt, links Mikro-, rechts Makrosporangien tragend.

Die Blattstellung. Spiralig sind die Rosetten bei Isoëtes geordnet, nach den Divergenzen $^3/_8$, $^5/_{13}$, $^8/_{21}$, $^{13}/_{34}$; dabei werden die Divergenzbrüche um so complicirter, je grösser die Zahl der jährlich gebildeten Blätter ist. — Bei den Selaginellen mit vierreihig gestellten Ober- und Unterblättern bildet je ein Ober- und ein Unterblatt ein Paar, dessen Mediane aber mit der der benachbarten Paare sich nicht rechtwinkelig, sondern schief kreuzt, ein Verhalten, welches an älteren Sprossen von S. Kraussiana oft deutlich ohne Weiteres sichtbar wird.

Das Scheitelwachsthum des Stammes wird durch eine Scheitelzelle vermittelt. Die von Isoëtes lacustris ist nach Hofmeister zweischneidig, wenn der Stamm zwei Furchen besitzt, bei den dreifurchigen Arten ist sie dreiseitig; bei jungen Pflanzen stehen dem entsprechend die Blätter im ersten Fall zweizeilig, im zweiten dreizeilig; später jedoch wird die Blattstellung complicirter, spiralig, was vielleicht darauf hinweist, dass am älteren Stamm die Hauptwände der Segmente in anodischer Richtung vorgreifen, ähnlich wie bei den Laubmoosen mit dreiseitiger Scheitelzelle und complicirter Divergenz der Blattstellung. — Bei den Selaginellen mit vierreihig gestellten Blättern ist die Scheitelzelle des Stammes nach Pfeffer zweischneidig (Fig. 336 *A*, *B*). Die beiden Segmentreihen bilden hier einen hohen Vegetationskegel, an welchem die Blattanlagen erst tiefer abwärts, in der Höhe des vierten bis fünften Segments zum Vorschein kommen. Die beiden Schneiden der Scheitelzelle sind nach oben und unten gerichtet (am schiefaufstrebenden Spross). Die Beziehung der Blätter zu den Segmenten ist noch nicht ganz ermittelt. Die beiden Blätter entspringen je eines schief unten, das andere schief oben (bei den Paaren nach rechts und links wechselnd bei schiefer Kreuzung der Paare) in der Art, dass sich je eine, etwa ein Viertel des Stammumfangs einnehmende Zone von Zellen vorwölbt, worauf in diesen Theilungen eintreten, die schief auf- und abwärts gerichtet sind; so entsteht eine Scheitelzellreihe, durch welche das Blatt fortwächst (Fig. 336, *A*). — Die Dichotomie der Sprosse wird dadurch eingeleitet, dass in einem jüngsten Segment eine zweite, zweischneidige Scheitelzelle entsteht, indem in ihm eine zur vorigen Scheitelzelle convexe Wand auftritt, welche unten die ältere Hauptwand schneidet

(Fig. 336 *C*, *D*). Die beiden so angelegten Sprosse wachsen nach rechts und links von der bisherigen Wachsthumsrichtung: alle Dichotomien erfolgen so, dass die Gabelungen sämmtlich in einer Ebene liegen.

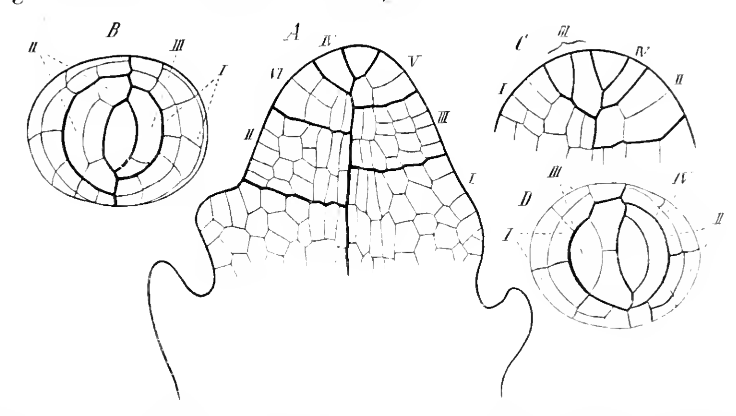



Fig. 336. Stammscheitel von Selaginella Martensii nach Pfeffer. — *A* Längsschnitt des Stammendes mit den jüngsten Blattanlagen. — *B* Stammscheitel von oben gesehen. — *C* Dichotomie der Scheitelzelle von der Seite. — *D* dieselbe von oben gesehen. — Die Hauptwände der Segmente sind durch dickere Striche bezeichnet, die Segmente selbst mit römischen Zahlen numerirt.

Die Wurzeln. Die Arten der Gattung Selaginella besitzen sämmtlich ächte Wurzeln, bei einigen Arten aber, zu denen S. Martensii und Kraussiana gehören, entstehen diese an einem Gebilde, welches Nägeli Wurzelträger nennt, und dem die Wurzelhaube noch fehlt. Bei S. Kraussiana entspringen die Wurzelträger auf der Oberseite des Stengels ziemlich genau am Grunde des schwächeren Gabelzweiges jeder Dichotomie, wenden sich bogenförmig herum und wachsen dann abwärts; nur ausnahmsweise entspringen hier zwei dieser Organe neben einander; S. Martensii dagegen bildet an jeder Gabelung der Anlage noch zwei Wurzelträger, einen auf der Ober- und einen auf der Unterseite (gekreuzt mit der Ebene der Dichotomie), aber meist nur der letztere entwickelt sich weiter, während der obere gewöhnlich als kleiner Höcker verharrt. Die Wurzelträger entstehen sehr nahe am Vegetationspunct, wahrscheinlich sogar gleichzeitig mit den Gabelästen und sind (abweichend von den Wurzeln) exogene Gebilde, welche in der Jugend eine deutliche, wahrscheinlich zweischneidige Scheitelzelle besitzen, die aber bald aufhört Segmente zu bilden, worauf das weitere Wachsthum durch intercalare Theilungen der Segmente und Streckung der daraus hervorgehenden Gewebezellen bewirkt wird. Nach dem Aufhören des Scheitelwachsthums schwillt das Ende des noch sehr kurzen Wurzelträgers kugelig an, seine Zellen verdicken sich, und im Inneren der Anschwellung entstehen bereits die ersten Anlagen ächter Wurzeln, die aber erst dann hervorbrechen, wenn der Wurzelträger durch das intercalare Wachsthum soweit verlängert ist, dass sein angeschwollenes Ende in den Boden eindringt: die Zellen des letzteren desorganisiren sich, verfliessen in einen homogenen Schleim, aus welchem nun die ächten Wurzeln in den Boden hineinwachsen. Die Wurzelträger können sich, wie Pfeffer gezeigt hat (bei S. Martensii, inaequalifolia und laevigata), oft in echte, belaubte Sprosse umwandeln, die anfangs zwar einige Abnormitäten an den ersten Blättern erkennen lassen, später aber wie normale Sprosse fortwachsen und selbst Sporangienstände bilden.

Bei Selaginella Kraussiana, cuspidata u. a. sind keine Wurzelträger vorhanden; hier entspringen an den dem Boden nächsten Gabelungsstellen des Stengels unmittelbar Wurzeln, die gleich den Wurzelträgern von S. Martensii sich gabeln, noch bevor sie den Boden erreichen; auch diese Wurzeln werden sehr früh, nahe am Vegetationspunct, wahrscheinlich gleichzeitig mit den Gabelästen des Stengels angelegt. — Diese unmittelbar aus dem Stengel sowohl als die aus den Wurzelträgern entspringenden Wurzeln verzweigen sich dichotomisch, und zwar so, dass die auf einander folgenden Gabelungen sich kreuzen. Die Verzweigungen der Wurzeln folgen sehr rasch auf einander, sie erscheinen am Ende der Mutterwurzel dicht gedrängt; die Scheitelzelle ist schwer zur Anschauung zu bringen, aber wahrscheinlich gleich der des Stengels und des Wurzelträgers zweischneidig; sie hört bald auf, Segmente zu bilden, die Verlängerung jedes Gabelzweiges der Wurzel wird daher fast ausschliesslich durch intercalares Wachsthum bewirkt. — Aehnlich verhalten sich die aus den Stammfurchen von Isoëtes hervorbrechenden Wurzeln, die sich drei- bis viermal in gekreuzten Ebenen dichotomiren, und an denen Nägeli und Leitgeb eine durch Grösse und Form ausgezeichnete Scheitelzelle nicht fanden, obgleich sie das Vorhandensein einer zweischneidigen Scheitelzelle für wahrscheinlich halten (vergl. Fig. 138, p. 185 nach Hofmeister). Bei Isoëtes ist die erste Dichotomieebene parallel zur Stammaxe, bei Selaginella (cuspidata und laevigata) dagegen rechtwinkelig zu dieser.

Die Sporangien der Ligulaten sind im Verhältniss zur Blattgrösse von beträchtlichem Umfang, kurz- und dickgestielt. Zu jedem Fruchtblatt gehört nur ein Sporangium, welches jederzeit basalwärts von der Ligula auf dem Blatt selbst (bei Isoëtes) oder in seiner Axel oder selbst oberhalb dieser am Stamm entsteht (Selaginella).

Die Sporangien von Isoëtes sitzen mit verengter Basis in der Fovea der Blattscheide (Fig. 334 A). Hier sind sie unbezweifelt Erzeugnisse der Blätter. Die äusseren Blätter der fertilen Rosette erzeugen nur Makrosporangien, die inneren nur Mikrosporangien; jene enthalten eine grosse Zahl von Makrosporen. Beiderlei Sporangien sind durch von der Bauch- zur Rückenseite hinübergespannte Gewebefäden (Trabeculae) unvollständig gefächert. Sie springen nicht auf, sondern die Sporen werden durch Verwesung der Wand frei.

Bei Selaginella sind die Sporangien kurz gestielte rundliche Kapseln. Die Makrosporangien enthalten meist 4, selten 2 oder 8 Makrosporen. Bei der Abtheilung der Articulaten bildet nur das unterste Sporangium einer Aehre grosse Sporen, sonst mehrere.

Ihren Ursprung nehmen die Sporangien nicht, wie Hofmeister's ältere Angaben lauten, aus einzelnen Epidermiszellen, sondern in der Art, wie ich zuerst für Lycopodium nachgewiesen habe, aus mehrzelligen Gewebegruppen, welche auch innere Zellschichten mit umfassen. Für Isoëtes wurde dies neuerdings durch Tschistiakoff festgestellt; das Sporangium erscheint als eine Vorwölbung in der Fovea des Blattes, welche von der Epidermis überzogen ist; indem diese zweischichtig wird, bildet sie die Wandung des Sporangiums; die innere aus tiefer liegenden Zellschichten hervorgegangene Gewebemasse bildet die Sporenmutterzellen und die erwähnten Trabeculae.

Bei Selaginella entspringt das Sporangium unmittelbar über der Basis des zugehörigen Blattes aus dem Stamm, ähnlich wie manche Axillarsprosse der

Phanerogamen; deshalb aber die Sporangien der Selaginellen als »Axenorgane« zu deuten, wie Russow thut, ist gewiss ungerechtfertigt. Gleich denen von Lycopodium und Isoëtes erscheinen sie als anfangs flache, später kugelige bis keulenförmige Vorwölbungen, an deren Bildung sich vorwiegend innere Gewebeschichten betheiligen, während die äussere (die Epidermis) ununterbrochen darüber hinläuft; aus ihr entsteht durch tangentiale Theilungen die dreischichtige Wand des Sporangiums Fig. 337). Spätere Zustände zeigen das Sporangium in der Blattaxel oder selbst der Basis des Blattes eingefügt; so wie bei Isoëtes läuft auch hier der Fibrovasalstrang des Blattes unter dem Sporangium hin, ohne an dieses einen Zweig abzugeben. — In den jüngsten von mir beobachteten gelang es mir nicht, eine einzige Centralzelle zu erkennen, die man als Mutterzelle der Sporen deuten könnte; dagegen erkennt man in sehr jungen Sporangien eine centrale Gewebemasse, welche aus dem unter der Epidermis gelegenen Zellcomplex der ursprünglichen Protuberanz hervorgeht. Die Zellen derselben isoliren sich bald und runden sich ab, und wenn es sich um Mikrosporangien handelt, so theilen sie sich sämmtlich, nach vorläufiger Andeutung einer Zweitheilung (Fig. 337 *E*, *e*, *f*), in je vier tetraëdrisch geordnete Sporen, die bis zur Reife diese Anordnung behalten (Fig. 337 *g*, *h*). In den Makrosporangien dagegen wächst eine jener Mutterzellen stärker, theilt sich und erzeugt die vier Makrosporen, während alle übrigen Mutterzellen ungetheilt bleiben, sich aber (wenigstens bei Sel. inaequalifolia) noch lange Zeit neben den mächtig heranwachsenden Makrosporen erhalten; auch diese bleiben bis zum Ausfallen in ihrer durch die Theilung der Mutterzelle gegebenen Lage nach den Ecken eines Tetraëders geordnet. Sehr häufig findet man krankhafte Makrosporen in sonst normalen Sporangienähren. — Die drei Zellschichten der Sporangienwand erhalten sich bis zur Sporenreife, während die inneren Schichten bei den Farnen bekanntlich während der Sporenbildung zerstört werden.

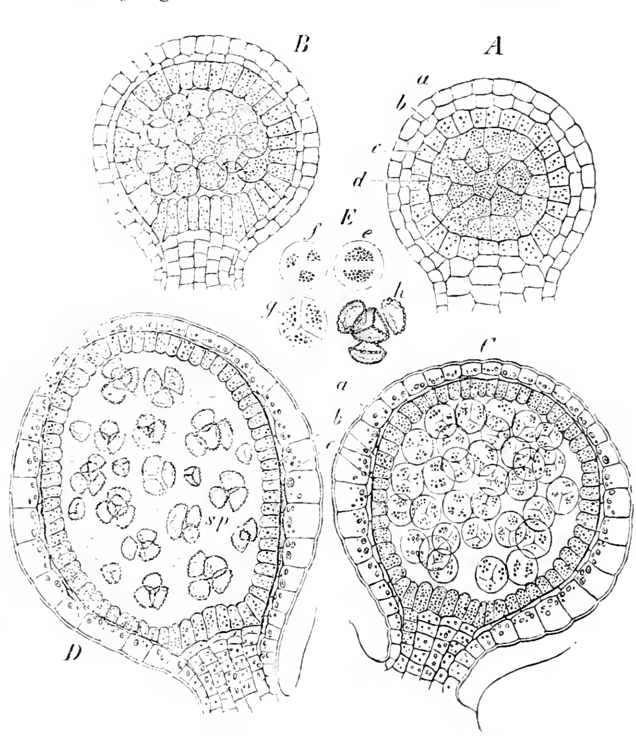



Fig. 337. Sporangien- und Sporenentwickelung von Selaginella inaequalifolia. Reihenfolge nach den Buchstaben *A*—*D*; *A*, *B* gilt für alle Sporangien, *C*, *D* für Mikrosporangien; *E* Theilung der Mikrosporenmutterzellen, *h* vier fast reife Sporen: in *A*, *C* und *D* ist *a*, *b*, *c* die dreischichtige Wand des Sporangiums, *d* die Urmutterzellen (*A*, *B*, *E* 500; *C*, *D* 200).

Bei Isoëtes erscheinen die Mutterzellen der Mikrosporen (nach Tschistiakoff) inmitten des Sporangiumgewebes an mehreren Stellen und reihenweise geordnet: »sie vermehren sich, indem sie das benachbarte Gewebe verzehren, aber diejenigen Portionen desselben übrig lassen, welche später die zwischen Vorder- und Hinterwand des Sporangiums ausgespannten Trabeculae darstellen«. — »Die Mutterzellen der Makrosporen verhalten sich ganz anders, sie sind isolirt inmitten des Sporangiumgewebes . . . die Theilung ist immer tetraëdrisch«. Mehr vermag ich aus der cit. Abhandlung Tschistiakoff's nicht zu entnehmen, zumal sind mir seine Auseinandersetzungen über das Verhalten des Nucleus und die Theilungsvorgänge unverständlich.

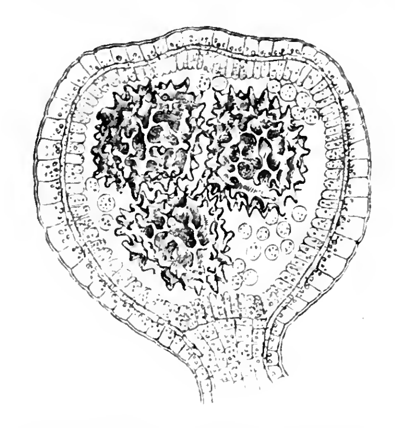


Fig. 338. Selaginella inaequalifolia, ein fast reifes Makrosporangium, die hinten liegende vierte Spore nicht mitgezeichnet (100).

Gewebebildung. Bei den Selaginellen, auf welche sich die folgenden Bemerkungen zunächst beziehen, besteht die Epidermis des Stammes aus langen prosenchymatischen Zellen, zwischen denen sich keine Spaltöffnungen finden; die Epidermiszellen der Blätter haben oft zierlich geschlängelte Seitenwände, oder sie sind verschiedentlich anders geformt: gleich denen der Farne enthalten sie Chlorophyll, das hier, sowie im Grundgewebe der Blätter, in auffallend grossen, aber wenigen Klumpen in den Zellen liegt (Fig. 44, p. 48). Spaltöffnungen führen die Blätter gewöhnlich nur auf der Unterseite, die kleinen Blätter von S. pubescens haben sie auf beiden Seiten. Bei manchen Selaginellen (wie S. stenophylla und Martensii) kommen einzelne Epidermiszellen vor, die ihre Wände bis zum Schwinden des Lumens verdicken (Russow). Bei der Mehrzahl der Arten ist die Epidermis der Ober- von der der Unterseite verschieden, bei einigen (S. Galeottii, Kraussiana) gleichartig. — Das Grundgewebe besteht im Stamm ähnlich bei Lycopodium aus gestreckten Zellen mit schiefen Querwänden oder von geradezu prosenchymatischer Lagerung; im Gegensatz zu den meisten Lycopodien sind diese Zellen aber weitlichtig und dünnwandig, nur die hypodermalen Schichten englichtig und mit dickeren Wänden versehen (Fig. 340). Es scheint, dass die Zellen des Grundgewebes und damit zusammenhängend auch die der übrigen Gewebe eines lang andauernden Wachsthums in Richtung der Länge und des Umfangs fähig sind, worauf einerseits die Entfernung der Blätter an älteren Stämmen, andrerseits die beträchtliche Dicke dieser letzteren hinweist; eine Erscheinung, die hier, wie bei den Lycopodien und manchen Farnen einer eingehenden Untersuchung werth wäre. Eine hervorragende Eigenthümlichkeit der Selaginellen liegt darin, dass das Grundgewebe (ähnlich wie im Moosstamm) keine der gewöhnlichen, kleinen Intercellularräume bildet, was wohl mit der prosenchymatischen Lagerung zusammenhängt; dieser Mangel wird aber ausgeglichen durch

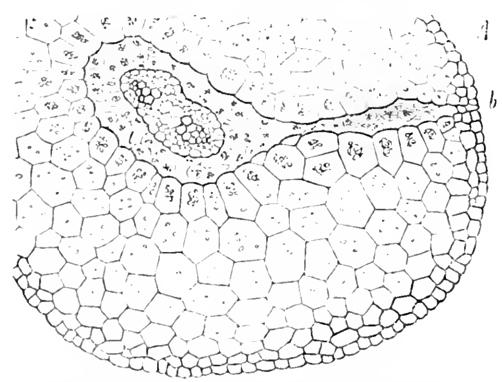



Fig. 339. Querschnitt des Stammes von Selaginella denticulata; die Verholzung des Xylems im centralen Strang noch nicht beendigt. b Luftraum, der ein zum Blatt ausbiegendes Bündel umgiebt.

die Bildung eines grossen Luftraums, der jeden Fibrovasalstrang des Stammes allseitig umgiebt und nur durch querliegende Zellfäden, die wie Strebepfeiler den Strang halten (Fig. 340, 341), unterbrochen ist; sind die Zellen dieser Letzteren rundlich, so ist der Strang von einem lockeren Schwammparenchym umgeben, wie Fig. 339, welches sich jedoch auch hier gegen das feste, interstitienfreie Grundgewebe scharf abgrenzt. — Im Blatt ist das Grundgewebe ein lockeres chlorophyllhaltiges Schwammparenchym, welches bei schmächtigen Arten mit dünnen Blättern nur im Umkreis des einzigen das Blatt durchziehenden Stranges entwickelt ist, während am dünnen Blattrand die beiden Epidermen einfach auf einander liegen.

Die Fibrovasalstränge, welche zu einem oder einigen den Stamm durchziehen, sind ähnlich wie bei den Lycopodien stammeigene; sie lassen sich im procambialen Zustand in das Stammende, bis dicht unter die Scheitelzelle und über die jüngsten Blätter hinaus verfolgen; ähnlich wie bei den Lycopodien treten auch hier die einzeln aus den Blättern kommenden Stränge erst später mit den stammeigenen in Verbindung. In ihrer Structur gleichen die Fibrovasalstränge des Stammes denen der ächten Farne; sie sind meist bandförmig; ein centraler Xylemkörper, vorwiegend von leiterförmig verdickten Tracheiden gebildet, ist ganz von dünnwandigem Phloëm umgeben (Fig. 339, 340); die primären Elemente des Xylems, sehr enge Spiralfaserzellen (Fig. 341) bilden sich an den Kanten, von wo aus die Ausbildung und Verholzung der weiteren Tracheiden centripetal fortschreitet (Fig. 339). Die den Xylemkörper rings umhüllende Phloëmschicht ist noch selbst von 2—3 parenchymatischen Schichten umgeben, die Russow der Phloëmscheide der Farne gleichsetzt, jedenfalls als eine zum Grundgewebe gehörige Strangscheide zu betrachten ist, welche den Strang innerhalb des beschriebenen Luftraumes umhüllt. Eine mit welligen Seitenwänden versehene Grenzschicht (Schutzscheide Russow's) fehlt im Stamm wie in den Blättern, wo die Fibrovasalstränge sehr dünn und einfach gebaut sind; das von spärlichem Phloëm umschlossene Xylem besteht hier aus schraubig und netzartig verdickten Tracheiden.

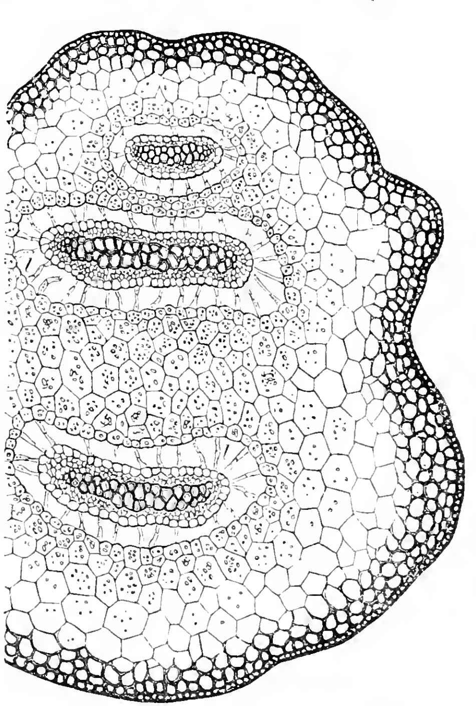


Fig. 340. Selaginella inaequalifolia, Querschnitt des Stammes (150).

Diesen kurzen Andeutungen sind noch einige Worte über Isoëtes beizufügen. Der kurze Stamm der erwachsenen Pflanze enthält einen axilen, kaum als Strang zu bezeichnenden Xylemkörper, der aus kurzen, rundlichen, locker verbundenen Gefässzellen besteht, die schraubige oder netzartige Verdickungsbänder besitzen. Von hier aus ziehen die Fibrovasalstränge je einer in eines der zahlreichen Blätter (Fig. 333) und in die Wurzeln. Trotz der naturgetreuen Beschreibung H. v. Mohl's (dessen verm. Schriften), der Angaben Hofmeister's und meiner eigenen Untersuchungen ist es noch nicht möglich, diesen sonderbaren Fibrovasalkörper mit dem der Lycopodien und Selaginellen morphologisch zu vergleichen. Gegen die Angabe aber, dass die ihn umgebende Gewebeschicht ein Cambium sei, dass dieses eine Aehnlichkeit mit dem Cambium der Dicotylen und Coniferen habe, ist einzuwenden, dass diese den Fibrovasalkörper umhüllende dicke Meristemschicht nach aussen hin

ausschliesslich parenchymatisches Grundgewebe erzeugt, wodurch die jährlich absterbenden, sich bräunenden äusseren Parenchymmassen ersetzt werden; darin gleicht dieses Gewebe eher dem Verdickungsring der Dracaenen, der ebenfalls nach aussen hin neues Rindenparenchym, nach innen neue Fibrovasalstränge bildet; das ächte Cambium der Dicotylen dagegen erzeugt sowohl nach aussen als nach innen fibrovasale Gebilde, nach aussen Phloem, nach innen Xylem. Wahrscheinlich aber besitzt der Stamm von Isoëtes gar keinen eigenen Fibrovasalstrang; aus der Lagerung der Gefässzellen scheint vielmehr zu folgen, dass der axile Vasalkörper nur aus den unteren (inneren) Anfängen der Blattstränge besteht, die hier dicht zusammengedrängt sind; ebenso besteht der basale kuchenförmige Xylemkörper wohl nur aus den dicht gedrängten Anfängen der Wurzelstränge. Ist diese Ansicht richtig, so bietet die Klasse der Dichotomen zwei Extreme, das eine bei Psilotum, wo bei geringer Blattbildung gar keine Blattstränge vorhanden sind, der gestreckte Stamm aber einen eigenen Fibrovasalstrang bildet, das andere bei Isoëtes, wo der kurze Stamm keinen Fibrovasalstrang erzeugt, und nur die mächtig entwickelten Blätter je einen solchen bilden. — Die Structur der Blätter variirt, je nachdem die Isoeten submerse Wasserpflanzen, amphibische Sumpfpflanzen oder Trockenpflanzen sind; im ersten Falle sind die Blätter lang kegelförmig, von vier durch Querwände gekammerten Lufträumen durchzogen, in der Axe ein schwaches Gefässbündel, die Epidermis ohne Spaltöffnungen: im zweiten Falle ähnlich, aber mit Spaltöffnungen und hypodermalen Fasersträngen; im dritten Falle ist die Epidermis ebenfalls mit Spaltöffnungen versehen, die Basaltheile der abgestorbenen Blätter (Phyllopodien) bilden einen festen schwarzen Stachelpanzer um den Stamm. Das Grundgewebe, welches durch keine Strangscheide gegen den einzigen das Blatt durchziehenden Strang abgegrenzt ist, entwickelt sich nach Russow unter der Epidermis in Form farbloser Sclerenchymstränge, bei I. Hystrix, und als dunkelbraunwandiges Sclerenchym, welches den scheidenförmigen Theil des Blattes vorwiegend zusammensetzt. — Der das Blatt durchziehende Fibrovasalstrang ist nach Russow collateral gebaut, d. h. Xylem und Phloem liegen einfach neben einander, das erstere wird von letzterem nicht umhüllt, ähnlich wie bei den Ophioglosseen und Equiseten; dem entsprechend betrachtet Russow auch die dem centralen Holzkörper des Stammes nächsten Schichten des durchsichtigen Gewebes als Phloëm.

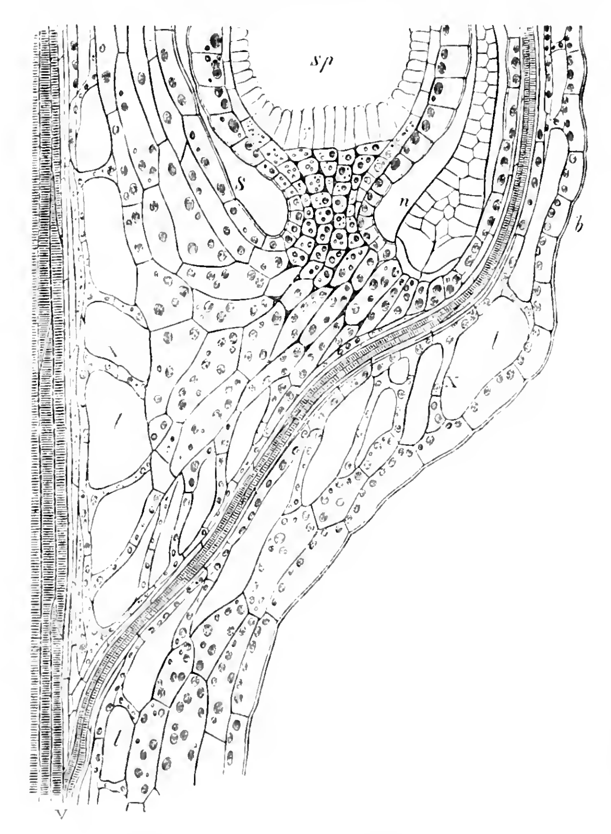



Fig. 311. Selaginella inaequalifolia: Längsschnitt durch die rechte Seite der Aehrenspindel *s*, der Blattbasis *b*, der Ligula *n* und des Sporangiums *sp*. *v* Vereinigungsstelle der Stränge des Stammes und des Blattes, *l* luftführende Intercellularräume, *x* querliegende Zellreihen in diesen (120).

Nachträgliches dauerndes Dickenwachsthum im Stamm. Die äussere, aus Theilungsgewebe bestehende Schicht des hellen Gewebes, welches den centralen Xylemkörper des Isoetenstammes umgiebt, betrachtet auch Russow als eine aus dem innersten Theil der Rinde hervorgegangene Meristemschicht, deren Zellbildung grösstentheils zur Verdickung der Rinde beiträgt, aber auch auf der Innenseite Xylemelemente erzeugt. »Es fanden sich nämlich an einem robusten, mehrjährigen Exemplar von Isoëtes lacustris am seitlichen Umfang des centralen Xylemkörpers, von diesem durch etwa 5—6 Lagen jener den Weichbast repraesentirenden Zellen getrennt, Xylemgruppen (wie der centrale Xylemkörper aus kurzen, parenchymatischen oder spindelförmigen, unregelmässig schraubig verdickten Zellen bestehend), die von einander durch die vom centralen Xylemkörper radienartig ausgehenden Leitbündel älterer (abgestorbener) Blätter geschieden und nach aussen von denselben tafelförmigen Zellen, wie nach innen begrenzt waren.« Ein Zusammenhang dieser Xylembündel mit Blättern oder Wurzeln war nicht vorhanden. Das Verhalten des Meristems im Stamm von Isoëten würde also nach Russow's neueren Untersuchungen meinen früher gezogenen Vergleich mit dem im Stamm der Aloineen rechtfertigen.

Ein ähnliches, aber viel ausgiebigeres Dickenwachsthum mittels einer den axilen Fibrovasalstrang umgebenden Meristemschicht, hat neuerdings Prof. Williamson[1]) im Stamm der ausgestorbenen, in den Steinkohlenschichten so häufigen Lepidodendren nachgewiesen, welche offenbar mit den Selaginellen nahe verwandt sind; hier aber scheint dem durch die Meristemschicht bewirkten beträchtlichen Dickenwachsthum noch ausserdem eine Phellogenschicht am Umfang des Stammes zu entsprechen, wenn ich den Sinn von Prof. Williamson's Darstellung (l. c. p. 314) recht verstehe. Diese Thatsachen, zusammengehalten mit dem auch bei Botrychium nicht unwahrscheinlichen Dickenwachsthum des Stammes (p. 410) weist darauf hin, dass dieses letztere bei den Gefässkryptogamen der Jetztwelt wohl nur deshalb im Allgemeinen fehlt, weil sie eben weniger als ihre Stammgenossen früherer Perioden entwickelt sind.

---

## Vierte Gruppe.

# Die Phanerogamen.

Der Generationswechsel versteckt sich bei den Phanerogamen in der Bildung des Samens, der, wenigstens der ursprünglichen Anlage nach, aus drei Theilen besteht: 1) der Samenschale, die ein Theil der Mutterpflanze ist, 2) dem Endosperm[2]) und 3) dem Embryo, der durch die Befruchtung aus der Eizelle entsteht.

Wir sahen schon bei den Gefässkryptogamen die aus der Spore unmittelbar entstehende sexuelle Generation, das Prothallium, den Charakter einer selbständigen Pflanze mehr und mehr verlieren; bei den Farnen, Equiseten und Ophioglosseen vegetirt es unabhängig von der Spore, oft lange Zeit; bei den Rhizocar-

1) Williamson: on the Organisation of the fossil plants of the coal — measures — Part III (Philos. transactions 1872).

2) Die reifen Samen vieler Dicotylen enthalten nur deshalb kein Endosperm, weil dieses schon vor der Samenreife von dem mächtig heranwachsenden Embryo aufgesogen und verdrängt wird, was bei den anderen erst nach der Samenruhe bei der Keimung (d. h. hier bei der Entfaltung des Embryo) geschieht; in selteneren Fällen ist die Endospermbildung schon der Anlage nach rudimentär.

peen und Ligulaten, wo männliche und weibliche Sporen gebildet werden, entsteht es im Innern der Spore; das weibliche Prothallium wird bei jenen noch aus dem Raum der Mikrospore hinausgedrängt, bleibt aber mit diesem verbunden, bei den Isoëten aber erfüllt es das Innere der Makrospore als eine Gewebemasse, welche die Sporenhaut nur zersprengt, um die Archegonien den Spermatozoiden zugänglich zu machen. Bei den Cycadeen und Coniferen geht diese Metamorphose nun noch einen Schritt weiter: das Prothallium[1], das hier als Endosperm bezeichnet wird, bleibt in der Makrospore, dem Embryosack, für immer eingeschlossen: es erzeugt vor der Befruchtung archegoniumähnliche Gebilde (die Corpuscula), in denen die Eizellen entstehen. Die Vorgänge im Embryosack der Mono- und Dicotylen dagegen scheinen sich den Zellbildungen in der Makrospore der Selaginellen näher anzuschliessen. Bei diesen entsteht ausser dem eigentlichen, die Archegonien erzeugenden Prothallium, wie wir sahen, später durch freie Zellbildung noch ein anderes Gewebe, welches den übrigen Raum der Makrospore erfüllt; diesem Gewebe nun scheint das durch freie Zellbildung erst nach der Befruchtung entstehende Endosperm der Mono- und Dicotylen zu entsprechen, während das Prothallium (der Selaginellen) hier gar nicht mehr zur Ausbildung kommt, indem die Befruchtungszellen (»Keimbläschen«) unmittelbar aus dem Protoplasma des Embryosackes entstehen[2]. — Wenn demnach der Embryosack der Vertreter der Makrospore ist, so muss derjenige Theil der Samenknospe, in welchem der Embryosack entsteht (der Knospenkern) als ein Äquivalent des Makrosporangiums aufgefasst werden. So wie aber bei der Samenbildung der Mono- und Dicotylen gewisse Entwickelungsvorgänge (die Bildung der Archegonien oder Corpuscula) als nunmehr unwesentlich übersprungen werden und die Erzeugung der Eizelle dem Embryosack als dem Analogon der Makrospore unmittelbar zufällt, so ist auch die Entstehung des Embryosackes aus dem Gewebe des Knospenkerns der Samenknospe eine mehr unmittelbare; er entsteht ohne Weiteres durch Vergrösserung einer inneren Gewebezelle des Knospenkerns, der hier das Sporangium vertritt. Während sich aber auch bei den höchst entwickelten Kryptogamen die Makrospore noch aus dem Gewebeverband der Mutterpflanze ablöst und das Prothallium erst nach der Aussaat zur vollen Entwickelung bringt, so dass der Embryo immer getrennt von der Mutterpflanze entsteht: bleibt dagegen bei allen Phanerogamen der Embryosack (= Makrospore) in der Samenknospe, das Endosperm im Embryosack, der Embryo im Endosperm eingeschlossen. So entsteht das den Phanerogamen eigenthümliche Gebilde, der Same, dessen Schale, aus der Hülle der Samenknospe entstanden, das Endosperm sammt dem Embryo fest umhüllt. Das Ganze trennt sich, nachdem der Embryo eine gewisse (sehr variable) Ausbildung erreicht hat, von der Mutterpflanze ab. Die Keimung besteht darin, dass der Embryo auf Kosten des Endosperms sich weiter entwickelt.

Vergleicht man andrerseits die Mikrosporen der Selaginellen und Isoëten mit den Pollenkörnern der Phanerogamen, so zeigt sich auch hier wieder eine Reihe

---

1) Die Analogie des Endosperms mit dem Prothallium der höheren Kryptogamen wurde zuerst von Hofmeister (Vergleichende Untersuchungen, 1851, am Schluss) nachgewiesen.

2) Vergl. Pfeffer in botan. Abhandl. herausgeg. von Hanstein. Heft IV, p. 24. — Als letztes, gelegentlich noch auftretendes Rudiment des ächten Prothalliums darf man wahrscheinlich die »Antipoden der Keimbläschen« im Embryosack der Angiospermen betrachten, als Rudiment der Canalzelle den zuweilen vorkommenden Fadenapparat der Keimbläschen.

von Analogien, welche durch die Gymnospermen vermittelt und verständlich gemacht werden. Das männliche Prothallium und Antheridium wird dort, wie Millardet und Pfeffer gezeigt haben, durch einige Zelltheilungen angedeutet, die in noch vereinfachter Weise auch im Pollenkorn der Gymnospermen wieder zu erkennen sind, bei den Angiospermen aber nicht mehr auftreten. So wie die Mikrosporen enthalten auch die Pollenkörner das männliche, befruchtende Princip, welches, in die Eizelle übertretend, diese zur Bildung des Embryo veranlasst, in der Art aber, wie die Uebertragung des Befruchtungsstoffes vermittelt wird, macht sich eine grosse Verschiedenheit geltend; bei den Kryptogamen wird der befruchtende Stoff in Form von Spermatozoiden beweglich gemacht und so befähigt, unter Vermittelung des Wassers durch den offenen Archegoniumhals in die Eizelle einzudringen; bei den Phanerogamen, wo die Eizelle im Embryosack und Knospenkern eingeschlossen, wo sie bei den Angiospermen noch von dem Fruchtgehäuse umgeben ist, würde eine derartige Uebertragung des befruchtenden Elements nicht mehr zum Ziele führen; die Pollenkörner selbst werden hier durch fremde Kräfte, durch Wind, mechanische Vorrichtungen in den Blüthen, am häufigsten durch Insecten, auf die weiblichen Organe übertragen, wo sie, wie Sporen keimend, den Pollenschlauch austreiben, der, durch die Gewebemassen des weiblichen Organs sich Bahn brechend, endlich bis zum Embryosack hinwächst und durch Diffusion den formlosen (gelösten) Befruchtungsstoff in die Eizelle übergehen lässt. — Desto reiner tritt die Analogie der Pollenkörner mit den Sporen hervor, wenn wir die Entstehung beider vergleichen. Der Gewebekörper, in welchem sich der Pollen bildet, der Pollensack, zeigt nicht nur in seinen morphologischen, sondern auch in seinen anatomischen Verhältnissen auffallende Aehnlichkeiten mit dem Sporangium der Gefässkryptogamen; wie in diesem die Sporenmutterzellen durch Isolirung vorher verbundener Gewebezellen im Innern entstehen, so auch die Mutterzellen des Pollens; wie jene durch Viertheilung, meist nach vorhergegangener Andeutung einer Zweitheilung die Sporen selbst erzeugen, so werden auch in ähnlicher Weise die Pollenzellen aus ihren Mutterzellen hervorgebracht. Auch in den eben angedeuteten Beziehungen treten die Gymnospermen wieder als Vermittler zwischen den Kryptogamen und Angiospermen auf, die Pollensäcke der Cycadeen und mancher Coniferen ahmen in Form und Stellung ohne Weiteres die Sporangien mancher Gefässkryptogamen nach.

Als Hauptresultat dieser Betrachtungen ergiebt sich nun, dass die phanerogame Pflanze mit ihren Pollenkörnern und Embryosäcken der sporenerzeugenden Generation der heterosporen Gefässkryptogamen aequivalent ist. Wie nun aber bei den Gefässkryptogamen die geschlechtliche Differenzirung zuerst (bei Farnen und Equiseten) an dem Prothallium allein, dann (bei Rhizocarpeen und Ligulaten) an den Sporen selbst schon auftritt, so geht es bei den Phanerogamen noch einen Schritt weiter, die geschlechtliche Differenz wird hier noch weiter zurückverlegt, indem sie sich nicht nur in der Bildung von Embryosack und Pollen sondern auch in der Verschiedenheit von Samenknospe und Pollensack, und noch weiter zurückgreifend in der Verschiedenheit männlicher und weiblicher Blüthen oder gar dioecischer Pflanzen ausspricht[1]).

Die befruchtete Eizelle der Phanerogamen bildet sich nicht ohne Weiteres

1) Man vergl. hiermit das im III. Buch über die Dichogamie Gesagte.

zum Embryo aus: sie erzeugt zunächst, gegen den Grund des Embryosackes hinwachsend und sich theilend, einen Vorkeim, den Embryoträger, dem wir bereits bei den Selaginellen begegneten und an dessen Scheitel eine zunächst meist rundliche Gewebemasse entsteht, aus der sich der Embryo entwickelt. Dieser bildet sich gewöhnlich schon vor der Samenreife so weit aus, dass die ersten Blätter, die primäre Axe und die erste Wurzel deutlich zu unterscheiden sind: nur bei den chlorophyllfreien Parasiten und Humusbewohnern bleibt der Embryo meist bis zur Samenaussaat rudimentär, ohne erkennbare äussere Gliederung, während bei den chlorophyllhaltigen Phanerogamen nicht selten der Embryo eine sehr beträchtliche Grösse und weitgehende äussere Gliederung gewinnt (Pinus, Zea, Aesculus, Quercus, Fagus, Phaseolus u. s. w.). Abgesehen von Krümmungen, die der Embryo nicht selten macht, liegt seine primäre Stammspitze der Anlage nach immer dem Grunde des Embryosackes (der Basis des Knospenkerns) zugewendet; die erste Wurzel (Hauptwurzel) fällt in die rückwärtsgehende Verlängerung des primären Stammes, sie ist dem Scheitel (Mikropylen-Ende) des Embryosackes zugewendet und von entschieden endogener Entstehung, insofern ihre erste Anlage am Hinterende des Embryo wenigstens von den nächsten Zellen des Vorkeims bedeckt ist.

Die Scheitelzelle des Vegetationspunctes, welche bei vielen Algen, den Characeen, Muscineen, Farnen, Equiseten und Rhizocarpeen als Urmutterzelle des Gewebes leicht zu erkennen ist, wird, wie wir gesehen haben, schon bei den Lycopodiaceen durch ein kleinzelliges Urmeristem ersetzt[1]; das Scheitelwachsthum der phanerogamischen Sprossaxen, Blätter und Wurzeln lässt sich nicht mehr auf die Thätigkeit einer einzigen Scheitelzelle, aus welcher das ganze Urmeristem hervorginge, zurückführen: selbst in solchen Fällen, wo eine (doch an Grösse nicht hervorragende) Zelle den Scheitel einnimmt und eine Anordnung der oberflächlichen Zellen des Vegetationspuncts auf sie als die Urmutterzelle hinzuweisen scheint, ist doch keineswegs der Nachweis geführt, dass aus ihr sämmtliche Zellen, zumal auch die innere Masse des Urmeristems hervorgehen. Das Urmeristem der Vegetationspuncte besteht aus sehr zahlreichen, meist sehr kleinen Zellen, die mehr oder minder deutlich in concentrischen Schichten gelagert sind: eine äussere einfache Schicht (das Dermatogen) giebt sich bei den Angiospermen als unmittelbare Fortsetzung der Epidermis älterer Theile zu erkennen und überzieht continuirlich auch den Scheitel des Vegetationspuncts; unter ihr liegt eine zweite, meist aus einigen Zellenlagen bestehende Gewebeschicht, die den Scheitel unterwölbt und rückwärts in die Rinde übergeht (das Periblem); sie umhüllt eine dritte innere Gewebemasse (das Plerom), welche unter dem Scheitel als einzelne Zelle[2] (Hippuris u. a.) oder als Zellgruppe endigt, und aus welcher entweder ein axiler Fibrovasalkörper (Wurzeln und Stämme von Wasserpflanzen) oder die absteigenden Schenkel der Fibrovasalstränge hervorgehen. Die Wurzelhaube geht dem entsprechend auch nicht, wie bei den Kryptogamen, aus Querabschnitten einer Scheitelzelle hervor: sie entsteht vielmehr bei den Gymnospermen durch eine scheitelwärts geförderte Spaltung und Wucherung der Periblemschichten

1) Wie in so vielen anderen Verhältnissen nähern sich auch in dieser Beziehung die Isoeten den Phanerogamen, wie aus den Angaben Nägeli's und Schwendener's über das Spitzenwachsthum der Wurzeln hervorgeht (vergl. p. 136 in Nägeli's Beiträgen, 1867, Heft IV).

des Wurzelkörpers, bei den Angiospermen durch eine solche des Dermatogens[1]. Auch die erste Anlage seitlicher Gebilde, der Blätter, Sprosse und Wurzeln, lässt sich bei den Phanerogamen nicht auf eine einzelne Zelle in dem Sinne, wie bei den Kryptogamen zurückführen; sie werden zuerst als Protuberanzen bemerklich, die aus mehreren oder vielen und kleinen Zellen bestehen: die Protuberanz, welche einen Spross oder ein Blatt bilden soll, zeigt schon bei ihrer ersten Vorwölbung eine innere Gewebemasse, welche mit dem Periblem des erzeugenden Vegetationskegels zusammenhängt und von einer Fortsetzung der jungen Epidermis überzogen ist.

Die normale Verzweigung am fortwachsenden Ende der Sprosse, Blätter und Wurzeln ist mit wenigen Ausnahmen monopodial; das erzeugende Axengebilde wächst als solches fort und erzeugt die seitlichen Glieder (Sprosse, seitliche Blattauszweigungen, Seitenwurzeln) unterhalb seines Scheitels: aus dichotomischer Verzweigung scheinen jedoch manche Inflorescenzen hervorzugehen. Zudem wäre es möglich, dass bei den Cycadeen die Verzweigung des Stammes und der Blätter auf Dichotomie sich zurückführen liesse. — Die monopodiale Verzweigung der Sprossaxen ist gewöhnlich axillär, d. h. die neuen Sprossanlagen erscheinen oberhalb der Mediane sehr junger (keineswegs immer der jüngsten) Blätter in dem Winkel, den diese mit der Sprossaxe bilden. Bei den Gymnospermen bringt gewöhnlich nicht jede Blattaxel einen Spross, zuweilen ist hier (Cycadeen) die Auszweigung des Stammes, wie bei vielen Filicineen überhaupt, auf ein Minimum beschränkt, bei den Angiospermen dagegen ist es Regel, dass jede Axel eines vegetativen (nicht zur Blüthe gehörigen) Blattes einen Seitenspross (zuweilen auch mehrere neben oder über einander) producirt; häufig bleiben aber die einmal angelegten Axelknospen unthätig, oder sie entwickeln sich erst in späteren Vegetationsperioden. — Abgesehen von den oben genannten Fällen wahrscheinlicher Dichotomie sind nur bei den Angiospermen einige Fälle wirklicher oder scheinbarer extraaxillärer Verzweigung bekannt, die bei der Charakteritsik dieser Abtheilung noch erwähnt werden. —

Die Phanerogamen zeichnen sich vor den Kryptogamen durch eine ausserordentlich vielseitige und weitgehende Metamorphose morphologisch gleichnamiger Glieder aus, was mit der fast unendlichen Mannigfaltigkeit der Lebensweise und der strenger durchgeführten Theilung der physiologischen Arbeit dieser Pflanzen zusammenhängt: und ähnlich verhält es sich mit der Differenzirung der Gewebe, die bei den Phanerogamen selbst die der Farne weit übertrifft. Auch in diesen Beziehungen nehmen die Gymnospermen eine mittlere Stufe zwischen den Kryptogamen und den übrigen Phanerogamen ein.

Das eben Mitgetheilte soll einerseits die Unterschiede zwischen Kryptogamen und Phanerogamen, andererseits das Uebereinstimmende, die Verwandtschaft beider in ihren Hauptumrissen hervorheben. — Um aber dem Anfänger das Verständniss der unten folgenden Charakteristik der einzelnen Klassen der Phanerogamen zu erleichtern, müssen wir vorläufig noch einige Eigenheiten derselben, die oben nur kurz berührt wurden, ins Auge fassen und die zum Theil veraltete, den neueren Anschauungen oft nicht mehr entsprechende Nomenclatur festzustellen suchen.

---

1) Vergl. Hanstein: botan. Abhandl. Heft I. und Reinke: Göttinger Nachrichten 1871, p. 531.

1) Die Blüthe im weitesten Sinne des Worts wird gebildet von den Geschlechtsorganen und dem sie tragenden Axengebilde; sind die unmittelbar unter den Geschlechtsorganen an derselben Axe stehenden Blätter durch ihre Stellung, Form, Färbung, Structur von den übrigen Blättern der Pflanze verschieden, und zeigen sie physiologische Beziehungen zur Befruchtung und ihren Folgen, so werden sie mit zur Blüthe gerechnet und im Allgemeinen Blüthenhülle (Blume, Perianthium) genannt. — Von dem Blüthenstand (der Inflorescenz) unterscheidet sich die einzelne Blüthe dadurch, dass sie nur eine Axe mit ihren Geschlechtsorganen und deren Hüllen umfasst, während die Inflorescenz ein Axensystem mit mehreren Blüthen ist[1]). — Die Gesammtheit der männlichen Geschlechtsorgane einer Blüthe wird (nach Röper) als Androeceum, die der weiblichen als Gynaeceum bezeichnet. Enthält eine Blüthe beiderlei Geschlechtsorgane, so heisst sie zwitterig (hermaphroditisch), enthalten die Blüthen einer Pflanze nur männliche oder nur weibliche Organe, sind sie also eingeschlechtig, so werden sie diclinisch genannt; sind die diclinischen Blüthen auf einem Exemplar der Pflanze zu finden, so ist diese monoecisch, sind sie auf verschiedene Exemplare vertheilt, so ist diese Pflanzenspecies dioecisch. — Gewöhnlich hört das Scheitelwachsthum der Blüthenaxe auf, sobald die Anlage der Geschlechtsorgane bemerklich wird, nicht selten schon vorher; der Scheitel der Blüthenaxe ist dann im Centrum der Blüthe verborgen, oft tief eingesenkt; in abnormen Fällen aber (und normal bei Cycas) beginnt das Scheitelwachsthum der Blüthenaxe von neuem, sie producirt abermals Blätter, zuweilen selbst eine neue Blüthe; so entsteht eine durchwachsene Blüthe. — Die Geschlechtsorgane und Hüllblätter der Blüthe sind gewöhnlich dicht zusammengedrängt (rosettenartig, schraubig oder quirlig geordnet), der sie tragende Theil der Blüthenaxe bleibt sehr kurz, Internodien sind an ihm gewöhnlich nicht zu unterscheiden, und nicht selten verbreitert er sich kolbig oder tellerartig, oder er höhlt sich aus; dieser Theil der Blüthenaxe wird Blüthenboden oder Torus genannt; bei den Coniferen und Cycadeen (zuweilen auch bei Angiospermen) ist er jedoch nicht selten so verlängert, dass die Geschlechtsorgane längs einer Spindel »kätzchenartig« locker angeordnet erscheinen. Unterhalb des Blüthenbodens ist die Axe häufig verlängert und dünner, entweder ganz nackt oder mit 1 bis 2 kleinen Blättchen (Vorblättern, Bracteolen) besetzt; dieser Theil der Blüthenaxe ist der Blüthenstiel (pedunculus); ist er sehr kurz, so heisst die Blüthe sitzend. — Aus den Axeln der Blüthenblattgebilde entstehen gewöhnlich keine Sprosse, auch wenn sonst die Pflanze in allen Blattaxeln solche erzeugt; doch kommt es in abnormen Fällen (die bei Blüthen überhaupt nicht selten sind) vor, dass auch innerhalb der Blüthe axilläre Verzweigung eintritt.

Die männlichen Geschlechtszellen (Pollenkörner), welche den Mikrosporen der höheren Kryptogamen äquivalent sind, entstehen in Behältern, die ihrerseits den Sporangien jener entsprechen und im Allgemeinen als Pollensäcke bezeichnet werden können; sie sind anfangs solide Gewebekörper, in welchen sich, ähnlich wie bei den Sporangien, eine innere Zellenmasse als Mutterzellen der Pollenkörner (zunächst durch stärkeres Wachsthum der einzelnen Zellen) differenzirt, während die umgebenden Gewebeschichten sich zur Wandung des Pollensackes ausbilden. Es wurde schon erwähnt, dass die Mutterzellen des Pollens sich isoliren, ihren Gewebeverband aufgeben (was freilich zuweilen Ausnahmen erleidet) und dann nach wirklicher oder doch angedeuteter Zweitheilung die Pollenzellen durch Viertheilung erzeugen; Specielleres über diese Vorgänge ist in der Charakteristik der einzelnen Klassen zu finden; hier aber ist noch über die morphologische Natur der Pollensäcke Einiges vorauszuschicken. Wie die Sporangien der meisten Gefäss-Kryptogamen sind auch die Pollensäcke der Phanerogamen gewöhnlich Erzeugnisse von Blättern, die hier aber meist eine auffallende Metamorphose erleiden, gewöhnlich auch viel

1) In gewissen Fällen ist es jedoch schwierig zu unterscheiden, ob man eine Blüthe oder einen Blüthenstand vor sich hat, so bei manchen Coniferen und besonders den Euphorbien; über letztere vergl. Warming in Flora 1870, Nr. 25; Schmitz, ebenda 1871, Nr. 27—28, und Hieronymus, bot. Zeitg. 1872, Nr. 12.

kleiner bleiben als die anderen Blätter; ein Blatt, welches Pollensäcke trägt, mag als Staubblatt (Androphyllon) bezeichnet werden; durch neuere Untersuchungen sind auch Fälle bekannt geworden, wo die Pollensäcke an der verlängerten Blüthenaxe selbst entstehen, so nach Magnus bei Najas, nach Kaufmann bei Casuarina, nach Rohrbach bei Typha; es ist in diesen Fällen freilich noch unentschieden, ob die Pollensäcke nicht etwa die einzigen Ueberreste sonst vollständig abortirter Staubblätter sein könnten. — Bei den Cycadeen sind die Pollensäcke einzeln oder in Gruppen auf der Unterseite der verhältnissmässig grossen Staubblätter, oft in sehr grosser Zahl zu finden, ähnlich wie die Sporangien auf den Farnblättern; bei den Coniferen verlieren die Staubblätter schon mehr das Aussehen gewöhnlicher Blätter, sie bleiben klein und bilden auf der Unterseite der meist noch deutlichen Lamina mehrere oder nur zwei verhältnissmässig grosse Pollensäcke. Bei den Angiospermen ist das Staubblatt gewöhnlich zu einem zarten, stielartig dünnen (oft sehr langen) Träger reducirt, der als Filament bezeichnet wird, und an seinem oberen Ende oder beiderseits unterhalb desselben zwei Paar Pollensäcke trägt, die unter dem Namen: Anthere (Staubbeutel) als ein Ganzes zusammengefasst werden; die Anthere besteht daher gewöhnlich aus zwei Längshälften, die durch einen Theil des Trägers (Filaments) zugleich verbunden und getrennt sind, welcher Theil als Connectiv bezeichnet wird. Die beiden Pollensäcke einer Antherenhälfte sind der Länge nach mit einander verwachsen und nicht selten auch beide Antherenhälften zu einem Ganzen verschmolzen. Die einzelnen Pollensäcke erscheinen dann als Fächer der Anthere, und diese selbst wird in diesem Fall vierfächerig genannt, im Gegensatz zu solchen (selten vorkommenden) Antheren, bei denen jede Hälfte selbst nur aus einem Pollensack besteht, die also zweifächerig sind.

Der Embryosack (das Analogon der Makrospore) entsteht durch sehr beträchtliche Vergrösserung einer inneren Zelle des Kerns der Samenknospe, der seinerseits dem Makrosporangium der heterosporen Kryptogamen entspricht; er ist ein kleinzelliger Gewebekörper von meist eirunder Gestalt und mit seltenen Ausnahmen noch von einer oder zwei Hüllen umgeben, deren jede aus einigen Gewebeschichten besteht; diese Hüllen (»Eihüllen«, Integumente) umwachsen den jungen Knospenkern von seiner Basis her und bilden am Scheitel desselben (der sog. Kernwarze) sich zusammenneigend und ihn oft hoch überragend einen canalartigen Zugang, die Mikropyle, durch welche der Pollenschlauch eindringt, um zur Kernwarze und endlich zum Scheitel des Embryosackes zu gelangen. Sehr häufig sitzt der von seinen Integumenten umgebene Knospenkern auf einem stielartigen Träger, dem Nabelstrang (funiculus), zuweilen aber fehlt dieser, und die Samenknospe ist dann sitzend. — Der Stiel der Samenknospe[1]) ist mit seltenen Ausnahmen (Orchideen) von einem axilen Fibrovasalstrang durchzogen, der gewöhnlich an der Basis des Knospenkernes aufhört. — Die äusseren Formen der zur Befruchtung bereiten Samenknospe sind sehr verschieden; abgesehen von mancherlei Auswüchsen am Funiculus und den Integumenten, sind besonders die Richtungsverhältnisse des Kerns (sammt den Hüllen) zum Nabelstrang wichtig. Die Samenknospe ist grade (atrop), wenn der Kern als grade Verlängerung des Stiels sich darstellt, der Scheitel des Knospenkerns als Scheitel der ganzen Samenknospe erscheint; viel häufiger ist sie anatrop, d. h. der Scheitel des Knospenkerns, also auch die ihn überragende Mikropyle, ist der Basis des Nabelstrangs zugewendet, dieser läuft der Länge nach neben jenem hinauf, die Samenknospe erscheint an der Basis des Knospenkerns scharf um-

1) Der Anfänger wird wohl thun, sich durch den Namen Samenknospe nicht zu der Annahme verleiten zu lassen, als ob sie eine Knospe im Sinne eines unentwickelten Sprosses wäre, vielmehr soll in Ermangelung eines besseren Wortes der Zusatz »Knospe« nur andeuten, dass wir es hier mit einem Jugendzustand eines später entwickelten Gebildes, des Samens, zu thun haben. Der alte Sprachgebrauch, der die Samenknospen als Eier (noch beliebter Eichen) bezeichnet, sollte durchaus aufgegeben werden, da er seine Entstehung einer durchaus unrichtigen Auffassung älterer Botaniker verdankt, während das Wort Ei oder Eizelle sehr zweckmässig ausschliesslich auf die durch Befruchtung zum Embryo sich umbildende Zelle im ganzen Pflanzenreich sich anwenden lässt.

gebogen, und die Integumente (oder wenigstens das äussere) sind mit dem aufsteigenden Funiculus verwachsen, und soweit dies der Fall ist, wird der letztere als Raphe bezeichnet; der Knospenkern selbst ist hier grade; viel seltener ist die campylotrope Samenknospe, wo der Knospenkern selbst (sammt seinen Hüllen) gekrümmt, mit seinem Scheiteltheil (also auch der Mikropyle) zu seiner Basis hingeneigt ist; eine seitliche Verwachsung mit dem Funiculus findet dabei nicht statt. Das sind indessen nur die auffallendsten Formen, die durch Uebergänge verbunden sind. — Der Ort, aus welchem die Samenknospen entspringen, heisst Placenta, die ihrerseits der Blüthenaxe oder gewöhnlicher den Fruchtblättern selbst angehört. Die Placenten zeigen oft keine besonderen Wachsthumserscheinungen, häufig aber springen sie als Wulste vor und können so das Ansehen besonderer Organe, die sich endlich von der Umgebung ablösen, annehmen. — Während nach der Befruchtung im Embryosack das Endosperm und der Embryo sich ausbilden, pflegt jener noch bedeutend an Umfang zuzunehmen und die umliegenden Gewebeschichten des Knospenkerns (zuweilen selbst des inneren Integuments) zu verdrängen; das nicht verdrängte Gewebe der Integumente, oder meist nur bestimmte Schichten desselben, bilden sich dabei zur Samenschale aus. Bleibt ein Theil von dem Gewebe des Knospenkerns, mit Nährstoffen erfüllt, bis zur Samenreife erhalten, so wird er als Perisperm unterschieden; die Nahrstoffe desselben, obgleich ausserhalb des Embryosackes liegend, werden bei der Entfaltung des Embryo von diesem aufgesogen, das Perisperm kann also in physiologischer Hinsicht als Vertreter des Endosperms fungiren. Perispermhaltig sind z. B. die Samen der Cannaceen und Piperaceen. Zuweilen wird die Samenknospe während ihrer Ausbildung zum Samen noch von einer neuen Hülle von unten her umwachsen, die ihrerseits die derbe Samenschale gewöhnlich als weicher Mantel umgiebt und Mantel oder Arillus genannt wird (ein solcher ist die rothe Pulpa, welche den hartschaligen Samen von Taxus baccata umgiebt; dieselbe Bedeutung hat die sogen. Macis der Muscatnuss, des Samens von Myristica fragrans).

Beachtet man die morphologische Natur derjenigen Gebilde, aus denen die Samenknospe unmittelbar entspringt, so ergiebt sich eine beträchtliche Mannigfaltigkeit: nur selten erscheint die grade Samenknospe als Verlängerung, als Schlussgebilde der Blüthenaxe selbst, so dass der Knospenkern gradezu den Vegetationskegel der letzteren darstellt, wie bei Taxus, Polygoneen; häufiger ist es schon, dass die Samenknospe seitlich unter dem Scheitel der Blüthenaxe hervorwächst, also in der Stellung einem Blatte entspricht, wie bei Juniperus, den Primulaceen und Compositen. Der häufigste Fall aber ist der, dass die Samenknospen aus unzweifelhaften Blättern, den Carpellen (Fruchtblättern) entspringen und zwar gewöhnlich aus dem Rande derselben, wie Fiederblättchen aus dem Blatt (so z. B. sehr deutlich bei Cycas), seltener aus ihrer Ober- (Innen-) Seite (wie bei Butomus, Akebia, Nymphaea u. a.). — Wendet man auf diese Verhältnisse die allgemeinen morphologischen Grundbegriffe an, so hätten wir im ersten obengenannten Fall Samenknospen von axiler Natur, sie wären hier metamorphosirte Caulome[1]; wo sie unter dem Scheitel der Blüthenaxe entspringen, wären sie als metamorphosirte ganze Blätter, wo sie seitlich aus Fruchtblatträndern hervorgehen, wären sie als metamorphosirte Fiederblättchen zu betrachten; für die aus der Oberfläche von Fruchtblättern entspringenden fehlt es an einer deutlichen Analogie mit rein vegetativen (nicht der Befruchtung dienenden) Gebilden, wohl aber wäre hier an die Sporangien der Lycopodiaceen zu erinnern; es scheint aber sogar möglich, manche Samenknospen, wie z. B. die der Orchideen, als metamorphosirte Trichome aufzufassen (ähnlich wie die Sporangien der Farne und Rhizocarpeen). Die scheinbar axillär an Fruchtblättern stehenden

1) Cramer: Bildungsabweichungen bei einigen wichtigeren Pflanzenfamilien und die morphologische Bedeutung des Pflanzeneies (Zürich 1864); Cramer ist geneigt, sämmtliche Samenknospen als metamorphosirte Blätter oder Blatttheile zu betrachten, wogegen ich schon in der 1. Aufl. dieses Buches einige Zweifel beibrachte; die im Text hier gegebene, von der früheren abweichende Darstellung hält sich möglichst an die unmittelbare Beobachtung (Weiteres s. in der Einleitung zu den Angiospermen unter 8.).

Samenknospen mancher Cupressineen endlich sind noch nicht hinreichend betreffs ihrer wahren Stellung untersucht. — In manchen dieser Fälle wird die aus den Stellungsverhältnissen abgeleitete morphologische Deutung durch stufenweise Missbildungen, die nicht selten vorkommen, unterstützt; Cramer, dem wir eine vortreffliche Bearbeitung dieser Frage verdanken, zeigte, dass die seitlich unter dem Scheitel der Blüthenaxe entstehenden Samenknospen der Primulaceen und Compositen sich nach und nach abnormer Weise in ganze Blätter von üblicher Form umwandeln, dass ebenso die seitlich aus Fruchtblatträndern entspringenden Samenknospen von Delphinium, Melilotus und Daucus sich wie gewöhnliche Blattspreitentheile (Lacinien oder Foliola) ausbilden können. Dem gegenüber scheint es bedeutungsvoll, dass Aehnliches noch nicht beobachtet ist bei den oben als metamorphosirte Axentheile oder als Trichome gedeuteten Samenknospen. — Uebrigens zeigt sowohl die Entwickelung normaler, wie noch deutlicher die abnormer Samenknospen, dass zwischen dem Knospenkern einerseits und dem Funiculus sammt den Integumenten andererseits ein morphologischer Unterschied hervortritt. Bei jenen anatropen Samenknospen, die so eben als metamorphosirte Blätter oder Blattheile bezeichnet wurden, erscheint nämlich der Knospenkern als seitliche Neubildung an dem Körper der Samenknospe, und wenn dieser sich blattartig ausbildet, so erscheint er als Auswuchs der Blattfläche. Dieses Verhalten, welches zuerst von Cramer morphologisch gewürdigt wurde, ist jedoch nicht allgemein, wie vor Allem die Entwickelung der Samenknospen der Orchideen zeigt, deren Knospenkern unzweifelhaft dem Scheitel der ganzen Samenknospe entspricht, obwohl er durch spätere Krümmung rückläufig (anatrop) wird; noch weniger scheint es möglich den Kern der graden Samenknospen bei Taxus und den Polygoneen als seitliche Bildungen zu betrachten, da er als Verlängerung des Scheitels der Blüthenaxe sichtbar wird (vergl. Angiospermen).

Die Fruchtblätter (Carpelle) sind die in der nächsten genetischen und functionellen Beziehung zu den Samenknospen stehenden Blattgebilde der Blüthe; sie sind entweder die Erzeuger und Träger der Samenknospen oder auch dazu bestimmt, diese mit einem Gehäuse, dem Fruchtknoten (Ovarium), zu umgeben und den Empfängnissapparat für den Pollen (die Narbe, Stigma) zu bilden. Diese ganz verschiedene morphologische Bedeutung der Fruchtblätter tritt besonders lebhaft hervor, wenn man die Gattungen Cycas und Juniperus vergleicht; dort sind die Fruchtblätter gewöhnlichen Blättern dieser Pflanzen ähnlich, an ihren Rändern entstehen die Samenknospen, die hier ganz frei zu Tage liegen bleiben, bei Juniperus entspringen diese aus der Blüthenaxe selbst, ihrer Stellung nach selbst einem Blattquirl entsprechend, der nächst untere Blattquirl aber, die Fruchtblätter schwellen nach der Befruchtung an, hüllen die Samen in eine pulpöse Masse, das beerenartige Fruchtgehäuse dieser Pflanze, ein. Bei den Primulaceen entspringen die Samenknospen aus der verlängerten Blüthenaxe selbst, entsprechen also ihrer Stellung nach ganzen Blättern, sie werden aber schon bei ihrer Entstehung von einem Gehäuse (dem Fruchtknoten) umhüllt, das aus den Carpellen besteht und oben stielartig verlängert die Narbe trägt; bei den meisten anderen Dicotylen und Monocotylen aber sitzen die Samenknospen an den nach innen geschlagenen Rändern der zu einem Fruchtgehäuse verwachsenen Carpelle, die hier also zugleich Erzeuger und Behälter der Samenknospen sind. Bei diesen sehr erheblichen morphologischen Verschiedenheiten stimmen die Fruchtblätter physiologisch darin überein, dass sie durch die Befruchtung und während der Entwickelung der Samen zu weiterer Ausbildung angeregt werden und an den Schicksalen des Samens eines gewissen Antheil nehmen.

2) Bestäubung und Befruchtung. Bei dem Zusammenwirken des Pollens und der im Embryosack vorgebildeten Eizelle der Phanerogamen sind zwei Momente von hervorragender Bedeutung und von einander wohl zu unterscheiden: die Bestäubung und die Befruchtung. Unter Bestäubung versteht man die Uebertragung des Pollens aus den Antheren auf die Narbe der Angiospermen oder auf den Knospenkern der Gymnospermen, dort wird der Pollen durch klebrige Stoffe, oft auch durch Haare festgehalten und zum Austreiben des

Pollenschlauchs veranlasst, der bei den Gymnospermen sogleich das Gewebe des Knospenkerns durchdringt, bei den Angiospermen aber durch das Narbengewebe und den oft sehr langen Griffel hinabwächst, um zu den Samenknospen zu gelangen; hier dringt er in die Mikropyle ein und bis zum Embryosack vor; erst wenn er diesen berührt (bei den Gymnospermen aber noch tiefer eingedrungen ist), erfolgt die Befruchtung der Eizelle. Zwischen Bestaubung und Befruchtung vergeht oft längere Zeit, zuweilen Monate, häufig indessen nur Tage oder Stunden.

Die Bestäubung wird nur selten einfach durch den Wind vermittelt, in diesem Falle werden grosse Massen von Pollen erzeugt, um das Resultat zu sichern, so bei vielen Coniferen, in seltenen Fällen wird der Pollen durch das Aufplatzen der Antheren auf die Narben geschleudert (manche Urticaceen); gewöhnlich aber werden die Insecten dazu benutzt, die Bestäubung zu vermitteln. Zu diesem Zweck sind besondere, oft höchst verwickelte Einrichtungen getroffen, um die Insecten anzulocken und sie zum Besuch der Blüthen einzuladen; zugleich wird dabei noch der Zweck verfolgt, den Pollen einer Blüthe womöglich immer auf die Narben einer anderen Blüthe (auch bei Hermaphroditen) zu übertragen. Mit Rücksicht auf diese Zwecke nehmen nun die Blüthentheile bestimmte Formen und Stellungen an, die wir im III. Buch weiter verfolgen wollen; hier sei nur erwähnt, dass die Insecten vorzugsweise durch den in den Blüthen abgesonderten Nectar zum Besuch derselben eingeladen werden; dieser gewöhnlich süsse Saft wird meist tief unten zwischen den Blattgebilden der Blüthe erzeugt, und die Form der Blüthentheile ist im Allgemeinen so berechnet, dass das Insect, indem es den Nectar aufsucht, ganz bestimmte Körperstellungen einnehmen muss, wobei es einmal den Pollen aus den Antheren abstreift, ein andermal ihn an den Narben einer anderen Blüthe wieder hängen lässt. Auf diesen Verhältnissen beruht vorzugsweise die Mannigfaltigkeit der Blüthenformen, bei verhältnissmässig einfachem Bildungsplane, der ihnen allen zu Grunde liegt. — Die Organe, welche den Nectar absondern, die Nectarien, haben demnach für die Existenz der meisten Phanerogamen eine ausserordentliche Wichtigkeit; nichtsdestoweniger sind sie meist sehr unscheinbar und, was für das Verhältniss der Morphologie und Physiologie sehr bezeichnend ist, die Nectarien sind trotz ihrer enormen physiologischen Bedeutung an kein morphologisch bestimmtes Glied der Blüthe gebunden, fast jeder beliebige Blüthentheil kann als Nectarium fungiren; dieses Wort bezeichnet also keinen morphologischen, sondern einen rein physiologischen Begriff. Häufig ist es nur eine kleine Stelle an der Basis der Carpelle (Nicotiana) oder der Staubfäden (Rheum) oder der Blumenblätter (Fritillaria), die, ohne weiter hervorzutreten, den Nectar bildet, nicht selten sind es drüsige Protuberanzen der Blüthenaxe zwischen den Insertionen der Staubfäden und Blumenblätter (Cruciferen, Fumariaceen); oft verwandelt sich zur Absonderung und Aufbewahrung des Nectars ein Organ, z. B. ein Blumenblatt, in einen hohlen Behälter, indem es eine spornartige Aussackung bildet (Viola), oder alle Blumenblätter bilden sich hohl, krugförmig als Nectarien aus, so bei Helleborus, oder sie nehmen die wunderlichsten Formen an, wie die in Nectarien verwandelten Corollenblätter von Aconitum.

Häufig treten schon in Folge der Bestäubung, noch vor der Befruchtung, auffallende Veränderungen an den Blüthentheilen, zumal am Gynaeceum ein, und besonders dann, wenn die betreffenden Theile von zarter Natur sind; so welken häufig die Narben, Griffel, Corollen, der Fruchtknoten schwillt an (Gagea, Puschkinia) u. dgl. Die auffallendste Wirkung der Bestäubung macht sich bei vielen Orchideen dadurch geltend, dass sogar die Samenknospen erst in Folge der Bestäubung sich bilden.

Energischer und mannigfaltiger aber sind die Veränderungen, welche durch das Eintreffen des Pollenschlauchs am Embryosack, durch die Befruchtung also, angeregt werden; die Eizelle bildet den Embryo; das Endosperm, bei den Gymnospermen schon vorher gebildet, wird bei den Angiospermen erst in Folge der Befruchtung angelegt, die Samenknospen wachsen sammt dem Fruchtknoten, ihre Gewebeschichten differenziren sich, verholzen, werden pulpös, trocknen etc.; die oft enorme Vergrösserung des Ovariums (z. B. bei Cocos,

Cucurbita u. a. um das Mehrtausendfache des Volumens zeigt auffallend, dass die Folgen der Befruchtung sich auch auf die übrige Pflanze erstrecken, insofern diese die Nahrstoffe liefert. Auffallende Gestalt-, Structur- und Volumenänderungen treten meist nur an den Carpellen, Placenten und Samen nach der Befruchtung ein, aber sehr häufig finden solche auch an anderen Theilen statt; so z. B. ist es der Blumenboden, welcher die pulpöse Anschwellung bildet, die man als Erdbeere bezeichnet, und auf deren Oberfläche die kleinen eigentlichen Früchte sitzen; bei den Maulbeeren sind es die Hüllblätter der Blüthe, welche anschwellend die saftige Hülle der Frucht bilden, bei Taxus ist es ein becherförmiger Auswuchs der Axe unter der Samenknospe (Samenmantel), der den nackten Samen mit einer fleischigen, rothen Hülle umgiebt u. s. w. Der populäre Sprachgebrauch pflegt alle diejenigen Theile, welche in Folge der Befruchtung eine auffallende Veränderung zeigen, unter dem Namen Frucht zusammenzufassen, besonders dann, wenn sie sich als ein Ganzes von der Mutterpflanze ablösen; ihm ist die Erdbeere, ebenso wie der mit seinem Samenmantel umhüllte Same von Taxus, ebenso wie die Feige und Maulbeere eine Frucht. Der botanische Sprachgebrauch indessen schränkt den Umfang des Begriffes Frucht in engere Grenzen ein, die freilich auch nicht scharf gezogen sind. Mit möglichst genauer Anlehnung an den botanischen Sprachgebrauch könnte man das ganze in Folge der Befruchtung reifgewordene Gynaeceum als Frucht bezeichnen; besteht dasselbe aus unter sich verwachsenen Carpellen oder einem unterständigen Fruchtknoten, so bildet die Blüthe eine einzelne ganze Frucht, sind die Capelle nicht verwachsen, so bildet jedes eine Theilfrucht oder ein Früchtchen; indessen hat auch diese Eingrenzung des Begriffs oft ihr Unbehagliches, und besser schiene es, den Begriff bei bestimmten Abtheilungen besonders zu definiren.

Für den Anfänger ist vor Allem das hervorzuheben, dass die Frucht morphologisch genommen nichts Neues an der Pflanze ist; alle morphologisch bestimmbaren Theile der Frucht sind schon vor der Befruchtung angelegt und morphologisch charakterisirt, in Folge der Befruchtung werden die Glieder des Gynaeceums nur physiologisch verändert. Morphologisch Neues wird nur in der Samenknospe erzeugt, das Endosperm und der Embryo.

3) Blüthenstand (Inflorescenz). Endigt ein Spross, der vorher zahlreichere vegetative Blätter bildet, besonders ein kräftiger Hauptspross, mit einer Blüthe, so wird diese als terminale bezeichnet; entwickelt sich dagegen ein seitlicher Spross sofort zur Blüthe, unterhalb derselben höchstens ein oder einige kleine Vorblätter bildend, so wird die Blüthe seitlich (lateral) genannt. Nicht selten endigt schon die erste, aus dem Embryo hervorgegangene Hauptaxe mit einer Blüthe, häufiger aber wächst diese fort oder ihr Wachsthum erlischt, ohne eine Blüthe zu bilden, erst Seitensprosse erster oder zweiter oder höherer Ordnung schliessen dann mit Blüthen ab; im ersten Fall kann die Pflanze bezüglich ihrer Blüthenbildung als einaxig, in den anderen Fällen als zwei-, dreiaxig bezeichnet werden. — Wenn eine Pflanze nur terminale Blüthen erzeugt oder wenn die seitlichen Blüthen aus den Axeln einzelner, grosser Laubblätter entspringen, so erscheinen sie zerstreut, vereinzelt. Sind dagegen die blüthentragenden Zweige dicht beisammen, sind die Blätter innerhalb dieser Verzweigungsregion kleiner, anders geformt und gefärbt, als die anderen, oder fehlen sie hier ganz, so entsteht ein Blüthenstand (Inflorescenz) im engeren Sinne des Wortes, der meist von dem ihn tragenden, vegetativen Stock scharf abgegrenzt erscheint und nicht selten sehr eigenthümliche Formen annimmt, die einer besonderen Nomenklatur bedürfen; indessen tritt dies bei den Gymnospermen nur selten hervor, während die Bildung reichblüthiger, eigenartig geformter Inflorescenzen für die höher entwickelte Gliederung der Angiospermen charakteristisch ist, und daher scheint es zweckmässig, erst dort die Eintheilung und Benennung der Blüthenstände ausführlicher vorzutragen.

4) Auch bezüglich der Gewebebildung will ich hier nur Eines hervorheben, worin die Gymnospermen und Angiospermen übereinstimmen: Die Fibrovasalstränge der

Phanerogamen zeigen die hervorragende Eigenthumlichkeit, dass jeder in ein Blatt ausbiegende Strang nur der obere Schenkel eines abwärts in den Stamm verlaufenden Stranges ist; mit anderen Worten, es sind gemeinsame Stränge vorhanden, deren jeder einen aufsteigenden, ins Blatt ausbiegenden, und einen absteigenden, im Stamm verlaufenden Schenkel hat; der letztere wird nach Hanstein Blattspurstrang genannt. In den einfachsten Fällen (z. B. bei den meisten Coniferen) biegt nur ein Strang in jedes Blatt aus, ist aber die Insertion des Blattes breit oder dieses überhaupt gross und kräftig entwickelt, so treten mehrere bis viele Stränge aus dem Stamm in das Blatt hinüber, wo sie sich, wenn dieses breit ist, verzweigen; man hat daher einsträngige und mehrsträngige Blattspuren. — Die Blattspurstränge sind meist an der Stelle, wo sie aus dem Stamm ins Blatt übergehen (am Bogen), dicker als in ihrem tieferen Verlauf; jeder Blattspurstrang kann entweder nur durch ein Internodium abwärts verlaufen, oder er durchsetzt deren mehrere; ein Internodium, über welchem mehrere Blätter stehen, hat dann in sich die unteren Theile von Strängen, die oben in verschieden hohe, verschieden alte Blätter ausbiegen. — Der absteigende Blattspurstrang endigt unten nur selten frei, gewöhnlich legt er sich seitlich an den mittleren oder oberen Theil eines tieferen (älteren) Blattspurstranges an: es kann dies dadurch geschehen, dass der Strang sich unten in zwei Schenkel spaltet, die mit den tieferen Strängen anastomosiren, oder die von oben herabkommenden dünnen Strangenden schieben sich zwischen die oberen Theile der Blattspuren älterer Blätter ein, oder jeder Strang macht eine Biegung nach rechts oder links und legt sich endlich an einen tieferen Strang an. Auf diese Weise werden die ursprünglich isolirten Blattspuren im Stamm in ein zusammenhängendes System vereinigt, welches bei hinreichender Ausbildung den Eindruck machen kann, als ob es durch Verzweigung entstanden wäre, während es thatsächlich aus einzelnen Stücken nachträglich verschmilzt.

Ausser den Blattspuren oder absteigenden Schenkeln der gemeinsamen Stränge können im Stamm der Phanerogamen aber auch noch andere Stränge auftreten; zunächst werden häufig in den Knoten des Stammes durch horizontal laufende Stränge Netze (wie bei den Gräsern) oder gürtelförmige Verbindungen (wie bei den Rubiaceen, Sambucus) hergestellt. Ferner können im Stamm längsläufige Stränge sich differenziren, die mit den Blättern Nichts zu thun haben, und die Entstehung dieser stammeignen Stränge kann eine sehr verschiedene sein: entweder sie entstehen frühzeitig im Urmeristem des Stammes unmittelbar nach den Blattspuren im Mark (Begonien, Piperaceen, Cycadeen), oder sie werden erst viel später bei fortgesetztem Dickenwachsthum des Stammes im Umfang desselben ausserhalb der Blattspurstränge erzeugt, wie bei den Menispermaceen, Dracaenen.

Das weitere Verhalten der Blattspurstränge ist nun bei den Monocotylen einerseits und den Gymnospermen und Dicotylen andererseits verschieden; bei jenen sind sie geschlossen, bei diesen bleibt eine Schicht fortbildungsfähigen Cambiums übrig, die sich bei stark in die Dicke wachsenden und verholzenden Stämmen meist frühzeitig durch Ueberbrückung der primären Markverbindungen zu einem vollständigen Ringe (Mantel) schliesst und dann nach aussen beständig neue Phloëmschichten, nach innen Xylemschichten erzeugt. Auch in den Hauptwurzeln und kräftigeren Seitenwurzeln der Gymnospermen und Dicotylen tritt durch nachträgliche Constituirung eines geschlossenen Cambiumringes ein Dickenwachsthum auf, welches den Kryptogamen ebenso wie das des Stammes fremd ist und häufig zur Bildung mächtiger ausdauernder Wurzelsysteme führt, die bei den Monocotylen häufiger durch Rhizome, Knollen und Zwiebeln physiologisch vertreten werden. Mit dem langandauernden Dickenwachsthum hängt endlich die lebhafte und ausgiebige Korkbildung, die meist in Borkebildung, eine ebenfalls den Kryptogamen und Monocotylen fremde Erscheinung, übergeht, zusammen. Auch in Bezug auf diese Verhältnisse wird es zweckmässiger sein, die Darstellung des Specielleren in die Charakteristik der einzelnen Abtheilungen aufzunehmen.

Systematische Uebersicht der

## Phanerogamen.

Das auszeichnende Merkmal gegenüber den Kryptogamen liegt in der Bildung des Samens; er entsteht aus der Samenknospe, die in ihrem wesentlichen Theil, dem Knospenkern, den Embryosack und in diesem das Endosperm und die Eizelle erzeugt, welch letztere durch den Pollenschlauch, einen Auswuchs des Pollenkorns, befruchtet wird und, zunächst zu einem Vorkeim auswachsend, den Embryo bildet. — Die in Stamm, Blätter, Wurzeln, Haare gegliederte phanerogame Pflanze entspricht der sporenbildenden Generation der Gefässkryptogamen, der Embryosack der Makrospore, das Pollenkorn der Mikrospore; das Endosperm ist dem weiblichen Prothallium aequivalent, und der Same vereinigt wenigstens zeitweilig in sich beide Generationen, das Prothallium (Endosperm) sammt der jungen Pflanze der zweiten Generation (dem Embryo).

### I.
### Phanerogamen ohne Fruchtknoten.

Die Samenknospen sind vor der Befruchtung nicht von einem durch Verwachsung von Fruchtblättern entstandenen Gehäuse (Fruchtknoten) umschlossen; das Endosperm entsteht vor der Befruchtung und bildet Archegonien (= Corpuscula), in welchen die Eizellen entstehen; die Pollenkörner erleiden vor der Bildung des Pollenschlauchs Theilungen ihres Inhalts, entsprechend den Mikrosporen der Selaginellen.

1) Gymnospermen. Die Blattbildung des Embryo beginnt mit einem zwei- oder mehrzähligen Quirl.

 a) Cycadeen: Verzweigung des Stammes sehr selten oder ganz unterdrückt, Blätter gross, verzweigt.

 b) Coniferen: axilläre Verzweigung reichlich, aber nicht aus allen Blattaxeln, Blätter klein, nicht verzweigt.

 c) Gnetaceen: Wuchs sehr verschieden, Blüthen denen der Angiospermen in mancher Hinsicht ähnlich.

### II.
### Phanerogamen mit Fruchtknoten.

Die Samenknospen entstehen im Innern eines von verwachsenen Fruchtblättern (oft nur eines mit seinen Rändern verwachsenen Carpells) gebildeten Gehäuses, des Fruchtknotens, der oben die Narbe trägt, auf welcher die Pollenkörner keimen. — Das Endosperm wird nach der Befruchtung gleichzeitig mit dem Embryo gebildet; beide bleiben zuweilen rudimentär. Der Pollen erleidet keine Theilung seines Inhalts. — Verzweigung fast immer axillär und aus sämmtlichen Axeln vegetativer Blätter.

2) Monocotyledonen: Der Embryo beginnt mit alternirender Blattstellung. — Endosperm meist gross, Embryo klein.

3) Dicotyledonen: Die ersten Blätter des Embryo bilden einen zweigliedrigen Quirl. — Endosperm häufig rudimentär, oft vor der Samenreife vom Embryo aufgesogen.

Klasse X.

## Die Gymnospermen[1].

Diese Klasse umfasst in den Ordnungen der Cycadeen, Coniferen und Gnetaceen Pflanzen von auffallend verschiedenem Habitus, die aber durch ihre morphologischen Verhältnisse, die Eigenthümlichkeiten der Gewebebildung und vor Allem durch ihre geschlechtliche Fortpflanzung sich als zusammengehörig erweisen und zugleich zwischen den Gefässkryptogamen und Angiospermen eine vermittelnde Stellung einnehmen, indem sie sich, besonders in ihrer anatomischen Structur, den Dicotylen unter den letzteren annähern.

Die Pollenkörner verrathen eine Verwandtschaft mit den Mikrosporen der Selaginellen, indem sie vor der Verstäubung eine oder mehrere Theilungen ihres Inhalts in Zellen erfahren, welche ein sehr rudimentäres männliches Prothallium nachahmen; eine dieser Zellen wächst zum Pollenschlauch aus, wenn das Pollenkorn auf den Kern der Samenknospe gelangt. Die Pollensäcke sind hier immer Auswüchse der Unterseite unzweifelhafter Blattgebilde (Staubblätter) und gleichen in vielen Fällen ganz auffallend den Sporangien mancher Gefässkryptogamen; sie entstehen entweder in grosser Anzahl oder zu mehreren oder endlich zu zweien auf einem Staubblatt, ohne unter sich zu verwachsen.

Die fast immer gerade und meist nur mit einem Integument versehene Samenknospe erscheint entweder als das metamorphosirte Ende der Blüthenaxe selbst, oder sie entspringt seitlich unter deren Scheitel, oder scheinbar axillär, oder endlich aus der Oberseite oder den Rändern der Carpelle, die hier niemals vor der Befruchtung durch Verwachsung einen ächten Fruchtknoten bilden, wohl aber oft während der Samenreife beträchtlich heranwachsend zusammenschliessen und die Samen verbergen, bis sie zur Reifezeit meist wieder aus einander weichen, um die Samen ausfallen zu lassen; doch sind auch die Fälle nicht selten, wo die Samen von Anfang bis zu Ende ganz nackt bleiben. — Der Embryosack bildet sich in dem kleinzelligen Knospenkern tief unter dessen Kernwarze, nahe an seiner Basis, und bleibt bis zur Befruchtung von einer dicken Lage des Kerngewebes umschlossen. Zuweilen beginnt die Bildung mehrerer Embryosäcke in einem Knospenkern, aber nur einer gelangt zur vollen Entwickelung. — Schon lange vor der Befruchtung entsteht in dem durch seine derbe Wandung ausgezeichneten Embryosack das Endosperm durch Bildung freier Zellen, die aber bald zu einem Gewebe zusammenschliessen und sich durch Theilung vermehren. Innerhalb dieses dem endogenen Prothallium der Selaginellen analogen Gewebekörpers entstehen die Archegonien (oder Corpuscula) in mehr oder minder grosser

1) Die Nacktsamigkeit dieser Pflanzen wird von Strasburger in seinem umfangreichen Werk; »die Coniferen und die Gnetaceen« (Jena 1872) in Abrede gestellt, indem er den Bau der weiblichen Blüthe wesentlich anders, als hier geschieht, auffasst, im Besonderen das Integument der Samenknospe für eine Fruchtknotenwandung hält. Seine Ansichten sind bereits von Eichler (Flora 1873) bestritten und wie ich meine in der Hauptsache widerlegt worden. Das vorliegende Lehrbuch ist nicht der Ort, eine so schwierige Frage nach allen Seiten hin zu beleuchten, und da ich an meiner früheren Auffassung festhalte, so begnüge ich mich damit, einige Thatsachen aus dem reichhaltigen Werke Strasburger's dem aus der dritten Aufl. herübergenommen Text beizufügen. Man vergl. auch Van Tieghem in der franz. Uebers. dieses Lehrbuches p. 598.

Anzahl. Nach Strasburger bildet sich je eines aus einer dem Scheitel des Embryosackes anliegenden Endospermzelle, die beträchtlich heranwachsend durch Theilung den Hals und die Centralzelle des Archegoniums erzeugt; nach dem genannten Beobachter wird selbst ein kleiner oberer Theil der grossen Centralzelle unter dem Halse als Canalzelle abgesondert. — Ob der ganze Inhalt der Centralzelle, wie Strasburger angiebt, als Eikörper zu betrachten ist, oder ob in jenem die Eizellen durch freie Bildung erst entstehen, wie Hofmeister will, mag einstweilen dahin gestellt bleiben, doch würde die erstgenannte Angabe der auch sonst so ausgesprochenen Analogie mit den heterosporen Gefässkryptogamen mehr entsprechen (Näheres hierüber bei der Ordnung der Coniferen). — Nachdem der Pollenschlauch das Gewebe des Knospenkerns durchwachsen hat und bis zum Corpusculum (Archegonium) eingedrungen ist, wo er durch Diffusion den befruchtenden Stoff an die Centralzelle desselben abgiebt, bildet sich in dieser letzteren der Vorkeim durch Theilung einer in ihrem unteren Theil liegenden Zelle. Von den anfangs niedrigen Vorkeimzellen wachsen sodann die mittleren oder oberen zu langen Schläuchen aus, welche, die unteren vor sich herschiebend, das Corpusculum unten durchbrechen und in eine erweichte Partie des Endosperms vordringen. Zuweilen trennen sich die neben einander entstehenden Vorkeimschläuche und jeder erzeugt an seinem Scheitel eine kleinzellige Embryoanlage; aus diesem Grunde und weil oft mehrere Archegonien in einem Endosperm befruchtet werden, enthält der unreife Same mehrere rudimentäre Embryonen (er ist polyembryonisch), von denen aber gewöhnlich nur einer kräftig heranwächst, während die anderen verkümmern.

Während der Ausbildung des Embryo nimmt das Endosperm, mit Nahrungsstoffen sich füllend, an Umfang beträchtlich zu, der es umschliessende Embryosack wächst mit und verdrängt das umliegende Gewebe des Knospenkerns endlich ganz; das Integument oder eine innere Schicht desselben bildet sich zur harten Samenschale aus, während nicht selten (bei frei liegenden Samen) die äussere Gewebemasse desselben fleischig pulpös wird und dem Samen das Ansehen einer pflaumenartigen Frucht verleiht (Cycas, Salisburya); nicht selten erstrecken sich die Wirkungen der Befruchtung auch auf die Carpelle oder andere Theile der Blüthe, die dann mächtig heranwachsen, fleischige oder holzige Umhüllungen der Samen oder Polster unterhalb derselben bilden.

Der reife Same ist immer mit Endosperm erfüllt, in welchem der deutlich in Stamm, Blätter und Wurzel gegliederte Embryo liegt: er erfüllt eine axile Höhlung des Endosperms, ist immer gerade ausgestreckt, seine Wurzelspitze dem Mikropylenende, seine Blattspitzen dem Samengrund zugekehrt. Die ersten Blätter, welche der embryonale Stamm erzeugt, stehen in einem Quirl, der meist aus zwei opponirten, aber auch nicht selten aus drei, vier, sechs, neun und mehr Gliedern besteht. Bei der Entfaltung des Embryo, der Keimung, tritt zuerst die Wurzelspitze aus der aufspringenden Samenschale hervor, durch Verlängerung der Cotyledonen (der ersten Blätter) wird auch die Knospe, die sich nun zwischen diesen am Scheitel des Stämmchens bildet, hinausgeschoben, während die Keimblätter noch im Endosperm stecken bleiben und so lange darin verweilen, bis die Nährstoffe desselben aufgesogen, in die Keimtheile übergeführt sind; zuweilen bleiben sie als nutzlos gewordene Organe dort verborgen, bei den Coniferen aber werden sie durch die Streckung des Keimstengels herausgezogen und über die

Erdoberfläche gebracht, wo sie sich als erste Laubblätter entfalten. Die Keimblätter der Coniferen ergrünen schon innerhalb des Samens, in tiefer Finsterniss; es findet hier, wie bei den Farnen, Chlorophyllbildung ohne Mithilfe des Lichtes statt: ob dies auch bei den Cycadeen und Gnetaceen geschieht, ist unbekannt. — Die von dem Samen befreite junge Pflanze besteht nun aus einem senkrechten Stämmchen, das unten ohne scharfe Grenze in die erste senkrecht hinabwachsende kräftige Pfahlwurzel übergeht, aus welcher bald zahlreiche Nebenwurzeln in acropetaler Ordnung hervortreten, die schliesslich ein meist mächtiges Wurzelsystem bilden. Der Keimstamm wächst senkrecht aufwärts, und gewöhnlich ist sein Wachsthum nicht nur unbegrenzt, sondern auch viel kräftiger, als das aller Seitensprosse, auch wenn solche sich, wie bei den Coniferen, reichlich bilden: bei der merkwürdigen Gnetacee Welwitschia hört das Scheitelwachsthum des Stammes jedoch frühzeitig ganz auf, und selbst die Erzeugung neuer Laubsprosse unterbleibt hier, wie auch gewöhnlich bei den Cycadeen.

Eine Scheitelzelle fehlt sowohl den Sprossenden wie den Wurzelspitzen der Gymnospermen; indem sie hierin den anderen Phanerogamen gleichen, unterscheiden sie sich von diesen jedoch dadurch, dass das Urmeristem des Vegetationspunctes am Spross entweder gar keine (Cycadeen, Abietineen) oder nur eine undeutliche Differenzirung von Dermatogen (junger Epidermis) und Periblem (junger Rinde) erkennen lässt. In der Wurzelspitze ist der am Scheitel scharf umgrenzte axile Fibrovasalkörper (Pleromstrang) von einer Fortsetzung des Rindengewebes (Periblem) überzogen, dessen Zellschichten, wo sie den Scheitel überwölben, sich verdicken und spalten und so die Wurzelhaube bilden, die hier also nicht, wie bei den meisten Angiospermen, aus einer Wucherung und Spaltung der jungen Epidermis (Dermatogen) hervorgeht.

Terminale **Blüthen** am Hauptstamm kommen nur bei den Cycadeen (und auch hier nicht ausschliesslich) vor; sonst sind es kleine Seitensprosse, meist von höherer Ordnung, die sich zu Blüthen ausbilden. Die Blüthen sind immer diclinisch, die Pflanzen selbst monoecisch oder dioecisch. Die männliche Blüthe besteht aus einer meist stark verlängerten dünnen Axe, an welcher die Staubblätter meist zahlreich spiralig oder in Quirlen angeordnet sind. Die weiblichen Blüthen sind in ihrer äusseren Erscheinung ausserordentlich verschieden und denen der Angiospermen meist sehr unähnlich; nur bei den Gnetaceen tritt eine Art Perigon von zarteren Blättern auf, bei den Cycadeen und Coniferen fehlt es, oder es ist durch Schuppen vertreten; was aber auch die weiblichen Blüthen derselben, abgesehen von dem Mangel des Fruchtknotens, besonders fremdartig macht, ist die Verlängerung der Blüthenaxe, an welcher die Blattgebilde nicht in concentrischen Kreisen, wie bei den Angiospermen, sondern in deutlich aufsteigender schraubiger Anordnung oder in alternirenden Quirlen auftreten, wenn sie zahlreich sind; wo nur wenig Samenknospen an einem nackten oder kleinblättrigen Blüthenspross erzeugt werden, wie bei Podocarpus und Salisburya, da hört meist auch die letzte Spur einer habituellen Aehnlichkeit mit den Angiospermenblüthen auf. Zur Orientirung auf diesem Gebiet braucht man aber nur an der gegebenen Definition, dass eine Blüthe eine mit Geschlechtsorganen besetzte Sprossaxe ist, festzuhalten, um immer im Klaren darüber zu sein, was man hier eine Blüthe nennen soll.

Ueber die Gewebebildung der Gymnospermen vergl. den Anhang zu der ganzen Klasse.

## A. Die Cycadeen [1]).

Der in dem grossen Endosperm eingeschlossene Embryo besitzt zwei ungleich grosse opponirte Cotyledonarblätter [2]), die mit ihrer Innenfläche gerade an einander liegen und hier gegen die Spitze hin verwachsen: die Neigung der späteren Laubblätter sich zu verzweigen tritt zuweilen schon an diesen Keimblättern hervor, indem sich am grösseren eine rudimentäre Lamina mit Andeutung von Fiederlappen bildet, wie bei Zamia (Fig. 342 *B*). Der in feuchter Erde liegende Same keimt erst nach längerer Zeit; die Samenschale springt am Hinterende auf und entlässt die anfangs kräftig abwärts fortwachsende Hauptwurzel, die später zuweilen rübenartig erstarkt, oder ein System dickerer Fadenwurzeln erzeugt. Nach der von Schacht entlehnten Fig. 342 *C* und neueren Angaben Reinke's ist die Verzweigung der Hauptwurzel seitlich monopodial, Miquel giebt aber wiederholt für die dünneren Wurzeln älterer Pflanzen von Cycas glauca und Encephalartos gabelige Theilungen an. Nach Reinke und Strasburger verzweigen sich nur die aus dem Boden hervortretenden Nebenwurzeln, in wie es scheint krankhafter Weise, dichotomisch. — Durch die Verlängerung der im Endosperm verharrenden und dort die Nahrung aufsaugenden Cotyledonen werden auch deren Basaltheile und die dazwischen liegende Keimknospe (Plumula) aus den Samen hinausgeschoben. Nicht nur das die Cotyledonen tragende Axenstück, sondern auch die oberhalb derselben sich fortbildende Axe bleibt sehr kurz, während schon unter dem Scheitel eine beträchtliche Umfangszunahme durch massenhafte Entwickelung parenchymatischen Gewebes eintritt; so gewinnt der Stamm die Form einer rundlichen Knolle, die er bei

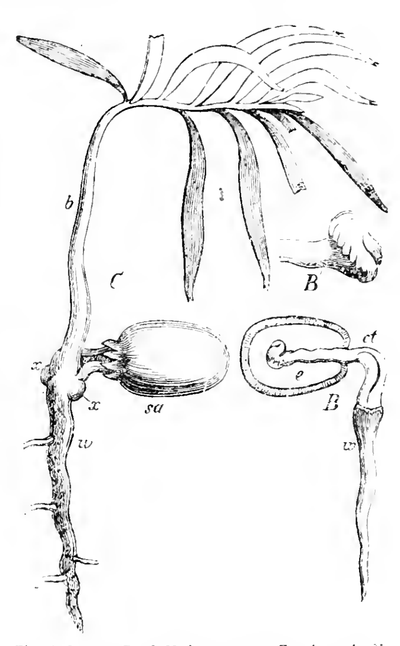



Fig. 342. *B*, *B*, *C* Keimung von Zamia spiralis nach Schacht (verkleinert). *B* beginnende Keimung, *ct* die Cotyledonen, oberhalb ihrer verlängerten Basis verwachsen, einer von beiden an der Spitze mit Andeutung einer gefiederten Lamina (*B'*); *C* Keimpflanze, sechs Monate alt. — Es bedeutet: *sa* Same, *ct* Cotyledonen, *w* die Hauptwurzel, *b* das erste gefiederte Blatt; *x x* die Anlagen der später aufwärts wachsenden Seitenwurzeln.

1) Miquel: Monographia Cycadearum. 1842. — Karsten: organogr. Betracht. über Zamia muricata (Berlin 1857). — Mohl: Bau des Cycadeenstammes (dessen verm. Schriften, p. 195). — Mettenius: Beitr. zur Anat. der Cycadeen (Abh. der k. Sächs. Ges. der Wissensch. VII. 1861). — Ueber Structur des Pollens vergl. Schacht (in Jahrb. f. wiss. Bot. II, 142 ff.). — Kraus: Ueber den Bau der Cycadeenfiedern (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. IV). — Reinke in Nachrichten der k. Ges. d. Wiss. in Göttingen. 1871, p. 532. — De Bary: bot. Zeitg. 1870, p. 574. — Jurányi: Bau und Entwickelung des Pollens bei Ceratozamia. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. VIII, p. 1382. — Ueber Wachsthum u. Verzweigung der Wurzeln s. Reinke in dessen morpholog. Abhandl. Leipzig 1873.

2) Van Tieghem fand an drei hybriden Keimpflanzen von Ceratozamia longifolia ♀ mit Ceratoz. mexicana ♂ nur einen scheidenförmigen Cotyledon, an einer zwei sehr ungleiche. Zwei Embryonen von Zamia spiralis hatten zwei ungleiche, ein anderer drei, einer nur einen Cotyledon (Van Tieghem's Uebers. d. L.)

manchen Arten auch später beibehält, bei den meisten aber verlängert er sich im Laufe der Jahre zu einer aufrechten, ziemlich plumpen Säule, die zuweilen einige Meter Höhe erreicht. Mit dieser sehr langsamen Verlängerung bei beträchtlicher Dicke am fortwachsenden Ende hängt auch hier, wie in ähnlichen Fällen (Isoëtes, Ophioglossen, Aspidium filix mas u. a.), die Abneigung gegen Verzweigung des Stammes aus der Knospe zusammen; der Stamm der Cycadeen bleibt gewöhnlich ganz einfach, doch kommt es vor, dass alte Stämme sich in gleich starke Aeste theilen; auch wo mehrere Blüthen am Gipfel auftreten, beruht dies offenbar auf Verzweigung, und soweit man nach Abbildungen und fertigen Zuständen urtheilen darf, ist es wahrscheinlich, dass diese eine dichotomische ist. — Bei alten oder kränklichen Pflanzen finden sich an der Basis des Stammes unter- und oberirdisch nicht selten kleine zwiebel- oder knollenähnliche Brutknospen, deren morphologische Natur noch unsicher ist: nach Aeusserungen Miquel's wäre es nicht unmöglich, dass sie aus alten Blattschuppen entspringen, mit der Verzweigung des Stammes also Nichts zu thun haben.

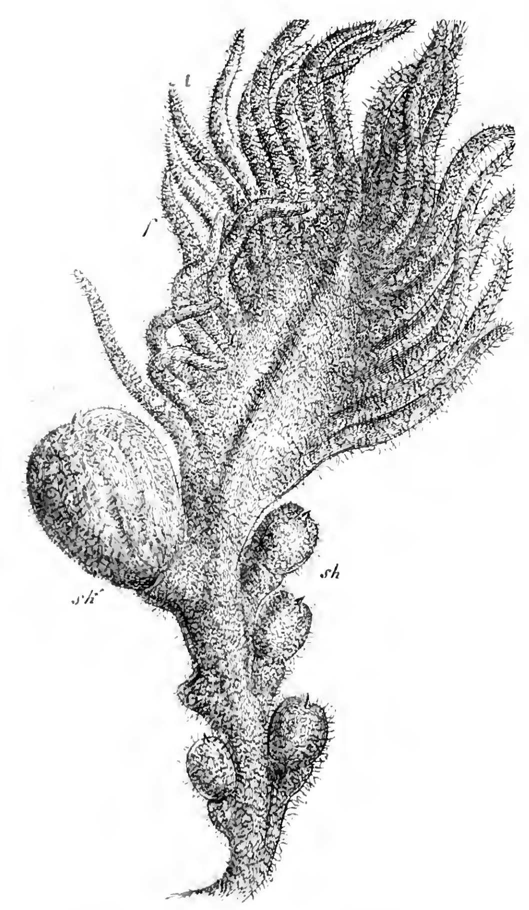



Fig. 313. Ein Fruchtblatt (Carpell) von Cycas revoluta, ungefähr $^1/_2$ der nat. Gr. — *f* die Lacinien des laubblattähnlichen Carpells, *sk* Samenknospen an Stelle der unteren Fiedern; *sk'* eine weiter entwickelte Samenknospe.

Die ganze Oberfläche des Stammes ist mit spiralig geordneten Blättern besetzt. Internodien sind nicht zu unterscheiden. Die Blätter aber sind von zweierlei Art: trokkene, braune, behaarte, sitzende, lederartige Schuppen von verhältnissmässig geringer Grösse, und grosse gestielte, gefiederte oder fiedertheilige Laubblätter. Schuppen und Laubblätter werden periodisch gebildet: in jedem oder jedem zweiten Jahre entsteht eine Rosette von grossen Laubblättern, zwischen denen sich nun die Terminalknospe des Stammes mit Schuppen umhüllt, unter deren Schutz der neue Laubblattcyclus langsam sich heranbildet. Dieser Wechsel beginnt bei Cycas u. a. schon mit der Keimung, indem auf die (laubblattähnlichen) Cotyledonen eine Anzahl von Schuppenblättern folgt, welche die Knospe der Keimpflanze umhüllen: aus dieser entwickelt sich dann gewöhnlich nur ein gefiedertes noch kleines Laubblatt, worauf wieder Schuppen folgen. Erst mit zu-

nehmender Erstarkung der mehrjährigen Pflanze treten auch die Laubblätter, und deren immer grössere, in Cyclen auf, um dann, nachdem die älteren abgestorben sind, die jedesmalige palmenähnliche Blattkrone darzustellen, während gleichzeitig die darüber stehenden Schuppen die Stammknospe einschliessen. In dieser werden die Laubblätter so weit vorgebildet, dass sie schliesslich, wenn sie die Knospe sprengen, sich nur noch zu entfalten haben, was dann in kurzer Zeit geschieht, während bis zur Entfaltung der nächsten Blattrosette ein bis zwei Jahre vergehen. Die aus der Knospe hervortretenden Laubblätter sind bei Cycas u. a. gleich denen der Farne von hinten nach vorn eingerollt, bei anderen ist nur die Blattspindel eingerollt, bei einigen, wie Dioon endlich, wächst das Blatt gerade heraus, auch seine Seitenblättchen sind vor der Ausbreitung gerade. Die Entfaltung findet wie bei den Farnen in basifugaler Folge an jedem Blatte statt, und wahrscheinlich ist dem entsprechend auch ein dauerndes Spitzenwachsthum mit basifugaler Verzweigungsanlage der Spreite vorhanden. Die meist einfachen Lacinien stehen meist alternirend an der oft 1—2 Meter langen Blattspindel; die Art, wie die Spreite oben endigt, deutet auf dichotomische Verzweigung des Blattes, dessen Spindel dann als ein aus den Fussstücken der successiven Gabelungen hervorgegangenes Sympodium aufzufassen wäre, während die Seitenblättchen die im Wachsthum zurückbleibenden schwächeren und dann flächig gewordenen Gabeläste der Blattspreite darstellen; das ganze Blatt wäre somit ein als Wickel ausgebildetes dichotomisches Verzweigungssystem. Hier wie bei der Verzweigung des Stammes und der Wurzel sind jedoch entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen abzuwarten.

Die Blüthen der Cycadeen sind immer dioecisch, die Pflanzen selbst also männlich oder weiblich; beiderlei Blüthen erscheinen am Gipfel des Stammes, entweder einzeln, wie bei Cycas, als Terminalblüthe des Hauptstammes, oder zu zwei und mehr, wie bei Zamia muricata und Makrozamia spiralis vielleicht als metamorphosirte Gabelzweige des Stammes [1]). Die Blüthe besteht aus einer kräftigen und zapfenartig verlängerten Axe, die unten zuweilen einen nackten Stiel darstellt, sonst aber mit zahlreichen spiralig geordneten Geschlechtsblättern (Staubblättern, Fruchtblättern) dicht besetzt ist.

Bei Cycas ist die weibliche Blüthe eine nur wenig metamorphosirte Laubblattrosette des Stammes, dessen Scheitel über derselben wieder zunächst Schuppenblätter und dann neue Laubblattcyclen bildet; der Stamm durchwächst hier also die weibliche Blüthe. Die einzelnen Fruchtblätter (Fig. 343) sind zwar viel kleiner als die gewöhnlichen Laubblätter, aber im Wesentlichen ebenso geformt wie diese; die unteren Fiederblättchen sind durch Samenknospen ersetzt, die schon vor der Befruchtung die beträchtliche Grösse einer reifen mittelgrossen Pflaume erreichen; der befruchtete reife Same gewinnt die Dimensionen und das Aussehen eines mittelgrossen Apfels, der ganz frei am Fruchtblatt hängt. — Ob auch die männliche Blüthe von Cycas durchwachsen wird, ist mir unbekannt und unwahrscheinlich; ihre sehr zahlreichen Staubblätter sind viel kleiner, 7—8 Ctm. lang und nicht gegliedert, aus schmälerer Basis nach vorn verbreitert und endlich

---

1) Die Annahme, dass die männliche Blüthe von Cycas Rumphii der eine, die den Stamm fortsetzende Laubknospe der andere Gabelspross des dichotomirenden Stammscheitels sein könne, wird auch durch De Bary's neue Mittheilungen nicht entkräftet.

zugespitzt; auf ihrer Unterseite mit zahlreichen Pollensäcken dicht besetzt: die ganze Blüthe 30—40 Centimeter lang.

Die weiblichen und männlichen Blüthen der anderen Cycadeengattungen gleichen äusserlich ungefähr den Tannenzapfen: auf einem kurzen nackten Stiel erhebt sich die relativ dünne Blüthenaxe als Spindel, an welcher die zahlreichen Carpell- oder Staubblätter dicht gedrängt sitzen (Fig. 344), um endlich mit nacktem, nicht weiter fortwachsendem Scheitel abzuschliessen (Fig. 344 *D*). Die Staubblätter sind zwar immer nur klein im Vergleich zu den Laubblättern derselben Pflanzen, aber doch die grössten und massivsten Staubblätter, die überhaupt bei Phanerogamen vorkommen: bei Makrozamia wie bei Cycas bis 6—8 Ctm. lang und bis 3 Ctm. breit; sie sitzen mit ziemlich schmaler Basis auf der Blüthenaxe, verbreitern sich dann zu einer Art Lamina und spitzen sich vorn einfach zu (Makrozamia), oder theilen sich in zwei hackige Spitzen (Ceratozamia); oder aber der untere Theil des Staubblatts ist dünner, stielartig und trägt eine schildförmige Verbreiterung (Zamia). Von den Staubblättern der meisten anderen Phanerogamen unterscheiden sich diese auch durch ihre Dauerbarkeit, sie verholzen und werden oft sehr hart. — Die zahlreichen Pollensäcke auf der Unterseite der Staubblätter sind meist in kleine Gruppen, zu zwei bis fünf, dem Sorus der Farne ähnlich, zusammengestellt, die ihrerseits wieder grössere Gruppen auf der rechten und linken Blattseite bilden. Die Pollensäcke sind rund oder ellipsoidisch, meist etwa 1 Mm. gross, und sitzen der Unterseite des Staubblattes mit schmaler Basis an, bei Zamia spiralis sind sie nach Karsten sogar gestielt; sie springen mit einem Längsriss auf und gleichen in allen Verhältnissen weit mehr den Sporangien mancher Farne als den Pollensäcken der anderen Phanerogamen, von denen sie sich auch durch die Festigkeit und Härte ihrer Wandung unterscheiden. Die Entwickelung der Pollensäcke und Pollenkörner der Cycadeen war bisher unbekannt; erst in jüngster Zeit wurde sie von Jurányi bei Ceratozamia longifolia beobachtet. Die Pollensäcke entstehen auf der Unterseite der Staubblätter in Form kleiner, wahrscheinlich gleich anfangs mehrzelliger Papillen, auf welche sich die Epidermis der Blattfläche fortsetzt. Das innere Gewebe derselben differenzirt

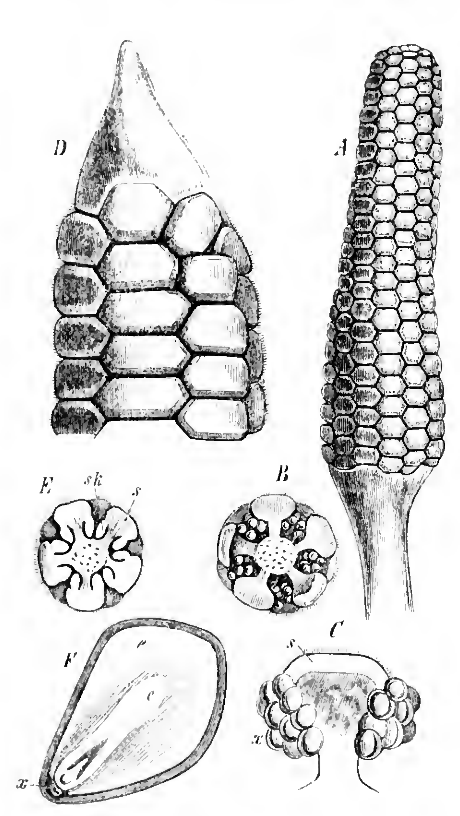


Fig. 344. Zamia muricata nach Karsten. *A* eine männliche Blüthe in nat. Gr.; *B* Querschnitt derselben; *C* ein Staubblatt derselben mit den Pollensäcken *x* und dem schildförmigen Träger *s* (von unten gesehen). *D* der obere Theil einer weiblichen Blüthe in nat. Gr. *E* Querschnitt derselben, *s* die schildförmigen Träger der Samenknospen *sk*. — *F* reifer Samen im Längsschnitt, *e* Endosperm, *c* Cotyledonen, bei *x* der zusammengewickelte Embryoträger.

sich zunächst (ähnlich wie bei den Sporangien der Lycopodiaceen, Equiseten und Ophioglosseen) in eine äussere mehr kleinzellige Schicht, die einen grosszelligen Gewebekörper umschliesst; indem die Zellen des letzteren fortfahren zu wachsen und nach allen Richtungen sich zu theilen, entstehen endlich die sich isolirenden, aber dicht gedrängt beisammen liegenden Mutterzellen des Pollens, ähnlich wie bei den Dicotylen; die Theilungen der Mutterzellen sind jedoch denen der Monocotylen insofern ähnlicher, als sie succedan zunächst in zwei Tochterzellen zerfallen, deren jede abermals Zweitheilung erleidet. Die erste Theilungswand wird wie bei den Dicotylen durch langsames Wachsthum einer ringförmigen Zellstoffleiste in der Falte des sich einschnürenden Protoplasmakörpers der Mutterzelle gebildet; innerhalb jeder der beiden Tochterzellen scheint dann aber die zweite Theilung durch simultane Wandbildung wie bei den Monocotylen zu erfolgen. Die vier jungen Pollenzellen werden nun durch rasche Auflösung der sie umgebenden und sie trennenden Zellwand frei. Die aus ihren Mutterzellen frei gewordenen Pollenkörner sind einzellig und kugelig. Bei ihrem weiteren Wachsthum theilt sich jedoch der von einer Exine und Intine umgebene Inhalt in zwei Zellen, eine grosse und eine kleine, jede mit einem Zellkern versehen. Die kleine, auf der einen Seite der Intine des Korns anliegend, wölbt sich auf der anderen Seite und wächst so papillenförmig in die grössere hinein; diese kleinere Zelle erleidet nun noch eine Quertheilung (d. h. parallel der ersten Theilung des Korns), der zuweilen noch eine weitere folgt; so entsteht ein der Intine an einer Seite ansitzender, in den Raum der grossen Zelle hineinragender, zwei- bis dreizelliger Körper, ähnlich wie bei den Abietineen, von denen die Ceratozamia auch darin nicht abweicht, dass hier, wie bei den Coniferen, die grosse durch die erste Theilung des Korns entstandene Zelle zum Pollenschlauch auswächst; der kleine Zellkörper im Korn bleibt dabei unthätig. — Bei Cycas Rumphii, Encephalartos und Zamia zerfällt das Pollenkorn nach De Bary ebenfalls in eine grosse und kleine Zelle, welch letztere sich auch hier noch einmal theilt; auch hier wächst die grosse Zelle zum Pollenschlauch aus. — Die Stelle, wo die zum Schlauch sich ausstülpende Intine die Exine durchbricht, liegt dem kleinen Zellkörper (den »Nebenzellen« des Korns) diametral gegenüber; hier ist die Exine dünner und am trockenen Pollenkorn tief eingefaltet, so dass der Querschnitt des trockenen Korns nierenförmig erscheint; bei Wasseraufnahme, die der Bildung des Pollenschlauches vorausgeht, rundet sich das Korn jedoch wieder ab.

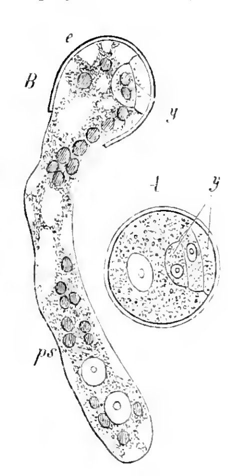



Fig. 345. Ceratozamia longifolia nach Juranyi. — *A* Pollenkorn vor der Keimung mit dem dreizelligen Körper *g*. — *B* keimendes Pollenkorn; *e* die Exine, *ps* Pollenschlauch aus der Intine entstanden; *g* innerer Zellkörper.

Die Fruchtblätter stehen spiralig oder anscheinend verticillirt, dicht gedrängt an der Axe der weiblichen Blüthe. Die von Cycas wurden oben schon beschrieben; bei Zamia, Encephalartos, Makrozamia und Ceratozamia sind die Carpelle viel kleiner und tragen nur je zwei Samenknospen, eine rechts und eine links an dem schildartigen vorderen Theil, der von einem dünnen Basalstück (Stiel) getra-

gen wird (Fig. 344). — Die Samenknospe ist immer gerade (atrop) und besteht aus einem massiven Knospenkern und einem dicken massiven Integument, welches von zahlreichen Fibrovasalsträngen in seiner inneren Schicht durchzogen wird. Die Mikropyle wird von einem dünnen Röhrchen gebildet, in welches sich der Rand des Integuments zusammenzieht und verlängert. Nach neueren Angaben De Bary's scheint noch ein zweites, inneres Integument (bei Cycas revoluta) vorhanden zu sein. — Ueber die Entstehung des Embryosackes, des schon lange vor der Befruchtung mächtig entwickelten Endosperms, der grossen, mit blossem Auge leicht sichtbaren (bei Cycas 3—5 Mm. langen) Corpuscula und der langen Vorkeimschläuche ist nur wenig bekannt: Hauptsache ist, dass in allen diesen Puncten die Cycadeen mit den Coniferen wesentlich übereinstimmen. Die Corpuscula treten in einem Endosperm in grosser Zahl auf und erst, wenn die Samenknospe schon eine sehr beträchtliche Grösse erreicht hat; die Vorkeime, aus denen auch hier anfangs mehrere Embryoanlagen entstehen, von denen aber nur eine sich zum Keim entwickelt, lassen sich noch im reifen Samen als ein Knäuel langer Fäden nachweisen, auch die Corpuscula selbst sind noch im reifen Samen kenntlich.

Vermöge der Form und Stellung der Carpelle sind die Samenknospen vor und nach der Befruchtung (mit Ausnahme von Cycas) verdeckt und versteckt; zur Zeit der Bestäubung, die, wie es scheint, durch Insecten vermittelt wird, weichen die Carpelle aus einander, die Mikropyle scheidet Flüssigkeit aus, an welcher die Pollenkörner hängen bleiben. Die äussere Schicht der Samenschale wird meist fleischig, die innere hart, der Same also einer Pflaume ähnlich, mit oft lebhaft gefärbter Oberfläche.

## B. Die Coniferen [1]).

1) Keimung. Das Endosperm umgiebt den Embryo wie ein dickwandiger, am Wurzelende offener Sack; der Embryo liegt gerade gestreckt in der centralen Höhlung des Endosperms; sein Axenkörper geht hinten continuirlich in die Anlage der Hauptwurzel über und trägt am Vorderende zwei oder mehr Cotyledonarblätter in einem Quirl, zwischen denen er mit rundlichem Scheitel endigt (Fig. 346 *I*); zwei opponirte Keimblätter haben die Taxineen, meisten Cupressineen und Araucarien; doch kommen bei den Cupressineen auch drei- und neungliedrige, bei Araucarien auch viergliedrige Cotyledonarquirle vor, während bei den Abietineen selten zwei, häufiger vier oder mehr (bis 15) Keimblätter auftreten; diese grössere Cotyledonenzahl auf Theilung zweier opponirter zurückzuführen, wie Duchartre will, widerspricht den sonstigen Blattbildungsverhältnissen dieser Pflanzen durchaus, zumal dem häufigen Auftreten mehrgliedriger Quirle an der fortwachsenden Keimaxe.

1) Ueber die Blüthenbildung: Rob. Brown, Verm. Schriften IV, 75. — H. v. Mohl: Vermischte Schriften p. 55 ff. — Schacht: Lehrbuch der Anat. und Phys. II. 433. — Eichler in Flora 1863, p. 530. — Ueber die Befruchtung: Hofmeister in Vergl. Unters. 1851 und Jahrb. f. wiss. Bot. I, 167. — Strasburger: Die Befr. der Coniferen (Jena 1869). — Ueber den Pollen: Schacht in Jahrb. f. wiss. Bot. II, 142. — Strasburger: Ueber die Bestäubung der Gymnospermen. Jenaische Zeitschr. Bd. VI. — Pfitzer: Ueber den Embryo der Conif. Niederrh. Ges. f. Nat. u. Heilk. 7. Aug. 1871. — Reinke: Ueber das Spitzenwachsthum der Gymnosp.-Wurzel. Göttinger Nachrichten 1871, p. 530 und bot. Zeitg. 1872, p. 49. — Strasburger »die Coniferen und die Gnetaceen« Jena 1872.

Im feuchten Boden liegend schwillt das Endosperm an, sprengt die Samenschale am Wurzelende des Keims, welches zunächst durch Verlängerung der Axe hinausgeschoben wird und dann zu einer kräftigen absteigenden Pfahlwurzel heranwächst, aus welcher in acropetaler Reihenfolge rasch nach einander Seitenwurzeln hervortreten, die sich später verzweigen; so wird der Grund zu dem meist mächtigen und dauerhaften Wurzelsystem der Coniferen gelegt. — Nach Anstritt des Wurzelendes strecken sich auch die Cotyledonen, schieben ihre Basen und das dazwischen liegende Axenende hinaus, bleiben aber selbst noch so lange im Endosperm, bis dieses ausgesogen ist; bei Araucaria (Untergattung Colymbea) und bei Salisburya bleibt das hypocotyle Axenglied kurz und die Cotyledonen im Samen stecken, bei den meisten Coniferen aber verlängert sich jenes endlich stark, macht dabei ein scharfes aufwärts gerichtetes Knie, welches den Boden durchbricht und endlich die Cotyledonen nachzieht; sobald diese am Tageslicht sind, streckt sich das hypocotyle Glied gerade, der Cotyledonarquirl breitet sich aus, und die schon unter der Erde ergrünten Blätter desselben fungiren nun als erste Laubblätter der Keimpflanze, deren Axenscheitel unterdessen eine Knospe mit neuen Blättern gebildet hat (Fig. 346).

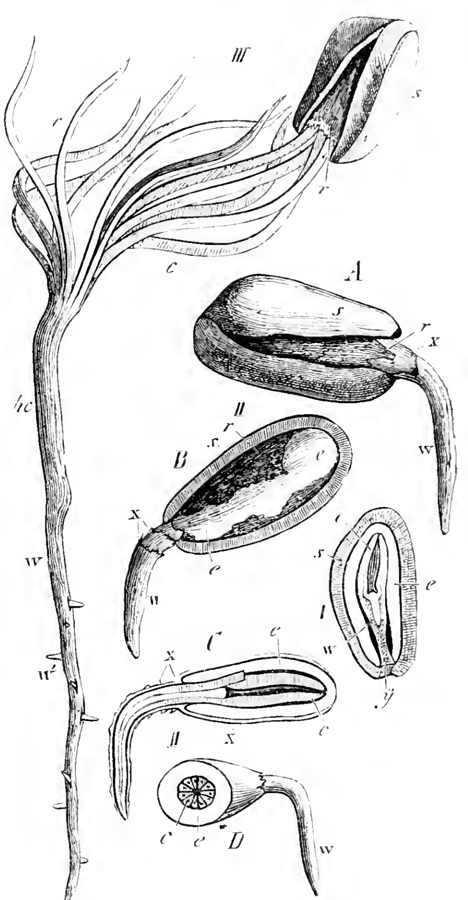



Fig. 346. Pinus Pinea: *I* medianer Längsschnitt des Samens, bei *y* dessen Mikropylenende; *II* beginnende Keimung, Austritt der Wurzel, *III* Ende der Keimung, nach Aussaugung des Endosperms (der Same lag zu seicht im Boden und wurde deshalb von den Cotyledonen bei Streckung des Stammes mit emporgehoben). — *A* zeigt die gesprengte Samenschale *s*, *B* zeigt das Endosperm *e* nach Wegnahme der einen Schalenhälfte, *C* Längsschnitt des Endosperms und Keims, *D* Querschnitt desselben bei beginnender Keimung. — *c* die Cotyledonen, *w* die Hauptwurzel, *x* der von dieser ausgestülpte Embryosack (bei *B* *x* zerrissen); *hc* hypocotyles Glied der Axe, *w'* Nebenwurzel; *r* rothe Haut innerhalb der harten Samenschale.

2) Wachsthum und äussere Gliederung. Die Terminalknospe des Keimstengels wächst kräftiger fort als jeder der später auftretenden Seitensprosse. Sie erzeugt so als directe Fortsetzung der Keimaxe den Hauptstamm, der niemals mit einer Blüthe abschliesst, sondern am Gipfel unbegrenzt fortwächst, durch die Thätigkeit eines Cambiummantels sich entsprechend verdickt und so zu einem schlanken Kegel wird, der nicht selten 100, selbst 200 und mehr Fuss Höhe, bei 2—3, selbst 20 Fuss Durchmesser an seiner Basis erreicht. An dieser grossartig entwickelten Keimaxe entstehen die Seitenaxen erster Ordnung, oft periodisch in gipfelständigen Rosetten (Scheinquirlen) oder unregelmässiger vertheilt, um sich

in ähnlicher Weise weiter zu verzweigen; im Allgemeinen zeigt jede relative Mutteraxe einen kräftigeren Wuchs als ihre Seitenaxen, die Gesammtform des Verzweigungssystems ist daher, so lange die Hauptaxe kräftig fortwächst, die einer Rispe von conischem oder pyramidalem Umriss. — Während bei den Cycadeen die Verzweigung fast ganz unterdrückt ist, beruht die eigenthümliche Tracht und Schönheit der Coniferen vorwiegend auf ihr, und dies um so mehr, als hier die Blätter immer klein und unscheinbar sind, für den Gesammteindruck der Pflanze nur als Bekleidung der Verzweigungssysteme figuriren. — Die Verzweigung ist immer axillär, aber im Gegensatz zu den Angiospermen entstehen bei den Coniferen bei Weitem nicht in allen Blattaxeln Knospen: bei den Araucarien, Taxus- und Abiesarten u. a. bilden ausschliesslich oder vorwiegend nur die letzten Blattaxeln eines Jahrestriebes Zweige, die sich dann kräftig fortbilden, bei Juniperus communis findet man zwar in den meisten Blattaxeln Knospen, von denen aber nur wenige sich entwickeln; bei Pinus silvestris und Verwandten bilden sich nur in den Axeln der schuppenförmigen Niederblätter, welche der Hauptstamm und die verholzten, dauernden Aeste ausschliesslich tragen, Sprosse, die aber sehr kurz bleiben und je zwei, drei oder mehr Laubblätter (Nadelbüschel) erzeugen, aus deren Axeln keine Seitensprosse hervorkommen; bei Larix, Cedrus, Salisburya entspringen aus zahlreichen, aber bei Weitem nicht aus allen Laubblattaxeln Knospen, von denen einzelne sich kräftig verlängern und zur Fortbildung des Hauptgeästes dienen, andere aber sehr kurz bleiben und jährlich eine neue Blattrosette ohne Seitenknospen bilden; auch bei den Thujen und Cypressen, die sich durch eine sehr reichliche Verzweigung auszeichnen, ist doch die Zahl der kleinen Blätter viel grösser als die der Axelsprosse. — Viele Coniferen zeigen eine sehr regelmässige Stellung der zur Entwickelung kommenden Aeste und Zweige, die zugleich durch ihre relativen Grössenverhältnisse die Regelmässigkeit des Ganzen erhöhen. An dem aufrechten dominirenden Hauptstamm entstehen die Zweige erster Ordnung oft in mehrgliedrigen Scheinquirlen, je einer am Schluss einer Vegetationsperiode, an denen sich dasselbe nicht selten wiederholt (Pinus silvestris, Araucaria brasiliensis, besonders auch Phyllocladus trichomanoides u. v. a.); häufiger tritt an den horizontalen Aesten erster Ordnung die Neigung zu bilateraler Auszweigung hervor (Abies pectinata), und nicht selten werden ausser diesen kräftigen Aesten, welche das Hauptgerüst des Baumes aufbauen, noch kleinere zwischen hinein gebildet (Abies excelsa). In vielen Fällen ist Stellung und Wachsthum der Zweige unregelmässiger, am meisten entfernen sich von jenem Typus aber die Cupressineen, zumal Cupressus, Thuja, Libocedrus, bei denen die schon am Hauptstamm hervortretende Neigung zu bilateraler Verzweigung [1]) an den Seitensprossen zu voller Geltung kommt: Zweigsysteme von 3—4 Sprossordnungen entwickeln sich in einer Ebene und zwar so, dass ein derartiges System einen bestimmten Gesammtumriss und ungefähr das Ansehen eines mehrfach gefiederten Blattes annimmt; bei Taxodium entstehen die Laubblätter zweireihig an dünnen, wenige Zoll langen Zweigen, welche bei T. distichum im Herbst sammt ihren Blättern abfallen, wodurch sie selbst gefiederten Blättern noch ähnlicher werden; Phyllocladus endlich erzeugt an allen quirlig

1) Auch bei vielen Abies- und Pinus-Arten tritt die Neigung zu bilateraler Ausbildung an den horizontalen Seitensprossen hervor, indem die spiralig gestellten Blätter derselben sich nach rechts und links überneigen und so zwei kammförmige Reihen bilden.

gestellten Sprossen nur kleine farblose Schuppenblättchen, aus deren Axeln aber unterhalb der Terminalknospen Quirle von Sprossen mit begrenztem Wachsthum entspringen, die ihre bilateralen Seitensprosse in Form flacher, gelappter Laubblätter entwickeln. Diese Andeutungen, so dürftig sie auch sind, mögen genügen, den Anfänger auf diese der Beobachtung übrigens leicht zugänglichen Verhältnisse der Verzweigung aufmerksam zu machen.

Die Blätter sind (abgesehen von denen der Blüthen) an einer Pflanze entweder sämmtlich chlorophyllhaltige Laubblätter, wie bei Araucaria, Juniperus, Thuja u. a., oder sämmtlich farblose oder bräunliche Schuppen wie bei Phyllocladus, wo die Laubblätter durch blattähnliche Sprosse (Phyllocladen) ersetzt werden; oder endlich kommen häufig Schuppen und Laubblätter gleichzeitig vor, und zwar an denselben Sprossen wie bei Abies, wo die Schuppen nur als Knospenhüllen fungiren: oder beide Blattformen sind auf verschiedene Axen vertheilt, wie bei den ächten Kiefern, deren dauernde verholzende Sprosse nur häutige Schuppen, aus den Axeln derselben aber sterile kurze, später absterbende Laubsprosse erzeugen. — Die Laubblätter der Coniferen sind meist klein, mehr einfach geformt und kaum gegliedert; am kleinsten und zugleich zahlreichsten sind sie bei den Cupressineen, wo sie die Zweigaxen dicht bedecken (Thuja, Cupressus u. a.); grösser, an der Axe schärfer abgegliedert, schmal und verhältnissmässig dick, meist prismatisch kantig (nadelförmig) sind sie bei den meisten Abietineen, Taxus, Juniperus; Mittelformen zwischen diesen Nadeln und den breitaufliegenden Blättern der Thujen sind bei Araucaria excelsa u. a. zu finden. Bei den Podocarpen und Dammara werden die Blätter schon breiter, flächig, und bei Salisburya werden die gestielten, breiten, flachen Blätter sogar zweilappig mit tief eingebuchteter Spitze wie durch dichotomische Theilung. — Nicht selten, zumal bei den Cupressineen sind die Laubblätter der verlängerten Keimaxe anders geformt als die derselben Axe in grösserer Höhe und an den Seitensprossen, jene z. B. bei Thuja, Juniperus virginiana, Cupressus u. a. frei abstehend, nadelförmig, ziemlich gross, diese sehr klein, der Zweigaxe dicht anliegend; nicht selten treten diese Jugendblätter auch an einzelnen Zweigen erwachsener Pflanzen auf. — Die Sprossaxe ist innerhalb der Knospe mit Blattbasen so dicht besetzt, dass eine freie Oberfläche der Axe zwischen ihnen nicht zum Vorschein kommt: wenn nun bei der Entfaltung der Knospe die Axe sich auch beträchtlich streckt, so wachsen doch gewöhnlich die Blattbasen derart in Länge und Breite mit, dass sie auch des gestreckten Sprosses Oberfläche ganz bedecken, sie mit einer grünen Rinde bekleiden, an deren Felderung man die zu den einzelnen Blättern gehörigen Theile leicht erkennt; es tritt dies besonders deutlich bei den Araucarien, vielen Pinusarten, aber auch sonst sehr allgemein hervor; bei den Thujen, Cupressen, Libocedrus u. a. ist die Sprossaxe ebenfalls mit diesen Blattkissen vollständig bedeckt, die freien Theile der Blätter sind aber sehr klein und springen oft nur als kurze Spitzen oder Höcker hervor. — Die Blattstellung ist bei den Abietineen, Taxineen, Araucarien, Podocarpen u. a. spiralig; die Cupressineen bilden Quirle, die oberhalb der Cotyledonen meist drei- bis fünfzählig sind, höher an der Hauptaxe meist weniger Glieder enthalten, die Seitenaxen beginnen gewöhnlich sogleich mit decussirten Paaren, die bei bilateralen Sprossen abwechselnd kleiner und grösser sind (Callitris, Libocedrus); bei Juniperus und Frenela sind die Quirle auch der Seitenaxen 3—5zählig und alternirend; die Blattpaare von Dammara

kreuzen sich unter spitzem Winkel. — Die Laubblätter der meisten Coniferen sind sehr dauerhaft und können viele Jahre alt werden, indem ihre Blattkissen der Umfangszunahme der Axen lange Zeit folgen; bei Larix und Salisburya fallen die Blätter allein, bei Taxodium distichum sammt ihren Tragaxen im Herbst ab.

3) Die Blüthen der Coniferen sind immer diclinisch und zwar entweder monoecisch wie bei den Abietineen, Thuja, oder dioecisch wie bei Taxus, Salisburya, Juniperus communis; gewöhnlich sind die männlichen weit zahlreicher als die weiblichen. Sie sind niemals am Hauptstamm terminal, wodurch sie sich von denen der Cycadeen unterscheiden, selbst die grösseren verholzenden Zweige tragen nur selten, wie bei Abies excelsa, terminale (hier nur weibliche) Blüthen; gewöhnlich sind es kleine Laubsprosse letzter Ordnung, welche die Blüthen terminal bilden, oder kräftigere Laubsprosse, aus deren Blattaxeln sie entstehen;

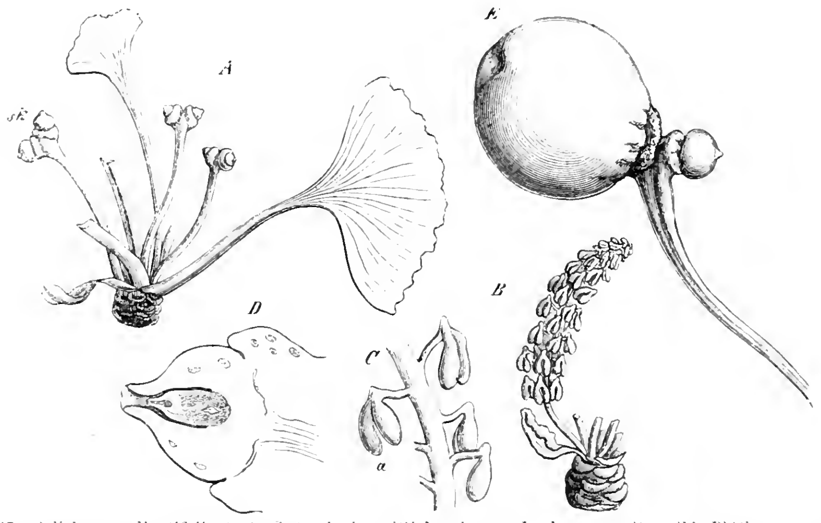



Fig. 347. Salisburya adiantifolia (nat. Gr.). *A* ein seitlicher kurzer Laubspross mit weibl. Blüthen, an deren nackten Axen die Samenknospen *sk* sitzen; *B* eine männliche Blüthe. *C* ein Theil dieser vergrössert, *a* die Pollensäcke; *D* Längsschnitt einer Samenknospe von *A* vergr. — *E* ein reifer Same neben einem abortirten auf der Blüthenaxe.

bei Thuja z. B. treten männliche und weibliche Blüthen am Ende kleiner kurzer Laubsprosse der bilateralen Sprosssysteme auf, bei Taxus und Juniperus erscheinen sie dagegen in den Laubblattaxeln grösserer Sprosse; bei Abies pectinata erscheinen beide auf der Unterseite von Sprossen höherer Ordnung am Gipfel älterer Bäume, beide in den Axeln von Laubblättern, die weiblichen vereinzelt, die männlichen zahlreich; die Blüthen von Pinus silvestris und verwandten Arten treten an Stelle der kleinen Laubzweige (Blattbüschel) in den Axeln der Niederblätter fortwachsender Holztriebe auf, die männlichen meist zahlreich, einen vom Mutterspross durchwachsenen Blüthenstand darstellend, die weiblichen gewöhnlich mehr vereinzelt. Bei Salisburya erscheinen die Blüthen ausschliesslich an den seitlichen Kurztrieben, welche jährlich neue Blattrosetten bilden, in den Axeln der Laubblätter oder der inneren Knospenschuppen (Fig. 347 *A* und *B*).

Der unter den Geschlechtsorganen befindliche Theil der Blüthenaxe ist bei dem weiblichen Taxus, Juniperus u. a. mit Schuppen- oder Laubblättern dicht besetzt (Fig. 348, 349), bei den Abietineen, Salisburya, dem männlichen Taxus,

bei Podocarpus u. a. aber als nackter Stiel entwickelt, (Fig. 347 *A*, *B*). Mit der Blüthe der Cycadeen theilt die der Coniferen die Eigenschaft, dass die Axe, auch wo sie mit Geschlechtsorganen besetzt ist, sich verlängert; sind diese zahlreich, so erscheint die ganze Blüthe lang zapfenförmig, äusserlich einem sogen. Blüthenkätzchen (Amentum) ähnlich, und von dem oberflächlichen Sprachgebrauch vieler Systematiker wird sie in der That so bezeichnet, obwohl das Amentum mancher Dicotylen eine Inflorescenz, das scheinbare Kätzchen der Coniferen eine einzelne Blüthe ist. — Während bei den Angiospermen der Blüthenspross gewöhnlich von vorn herein eine sehr eigenthümliche Ausbildung erfährt, das die Blüthentheile tragende Axenstück (der Blüthenboden) sehr kurz bleibt, sich verbreitert, die Blüthenblätter und Geschlechtsorgane in Stellungen auftreten, welche von denen der vegetativen Blätter meist weit abweichen, ist dagegen der Unterschied der Blüthe und eines vegetativen Sprosses bei den Coniferen weit geringer; es tritt dies besonders in den Stellungsverhältnissen der Blätter hervor; sind die der vegetativen Zweige spiralig geordnet, so sind es auch meist die der Blüthe, so z. B. bei den Abietineen; sind jene dagegen, wie bei den Cupressineen, in alternirenden Quirlen vorhanden, so stehen auch die Staubblätter und Fruchtblätter, bei Juniperus communis selbst die Samenknospen (als Vertreter ganzer Blätter), in alternirenden Quirlen; doch machen sich zuweilen auch grössere Unterschiede in der Blattstellung des Blüthensprosses gegenüber den Laubsprossen bemerklich, wie bei Taxus.

Die männlichen Blüthen bestehen aus einer deutlich verlängerten, mit Staubblättern besetzten Axe, die oben mit nacktem Scheitel endigt (Fig. 349 *A*). Die Staubblätter sind meist zarter und anders gefärbt als die Laubblätter, und gewöhnlich in einen dünnen Stiel und eine schildförmige Lamina gegliedert, die auf ihrer Unterseite die Pollensäcke trägt; so z. B. bei Taxus, den Cupressineen, Abietineen (Fig. 348 *B*, 349 *A*, *B*, 350 *A*); doch kann die flächige Ausbreitung am Ende des Stiels auch ganz fehlen, wie bei Salisburya (Fig. 347 *C*), wo sie auf ein kleines Knötchen reducirt ist, an welchem die Pollensäcke hängen. — Dass die Träger der Pollensäcke bei den Coniferen unzweifelhaft metamorphosirte Blätter sind, geht nicht nur aus ihrer Form, sondern noch mehr aus ihren bereits angedeuteten Stellungsverhältnissen hervor. Wenn die Staubblätter der Cycadeen eine gewiss mehr als blos habituelle Aehnlichkeit mit sporangientragenden Farnblättern aufweisen, so können die der Coniferen vielleicht eher mit den Sporangienträgern der Equiseten verglichen werden, und nicht selten, wie bei Taxus, Juniperus u. a. tritt die Aehnlichkeit der männlichen Blüthe mit dem Sporangienstand der Schachtelhalme ebenso sehr im äusseren Ansehen hervor, wie nach morphologischen Grundsätzen betrachtet in der That eine überraschende Uebereinstimmung wirklich besteht. — Die Pollensäcke hängen meist mit schmaler Basis an der Unterseite ihres Trägers und sind unter sich nicht verwachsen; ihre Zahl ist immer viel geringer als bei den Cycadeen, aber viel variabler als bei den Angiospermen: bei Taxus baccata trägt der schildförmige Theil des Staubblattes 3—8, bei Juniperus communis und den meisten Cupressineen drei rundliche Pollensäcke (Fig 348, 349); die von Abies, Pinus und Verwandten liegen zu je zwei parallel oder schief neben einander, rechts und links unter dem Schildchen am Träger hinlaufend, der hier dem Connectiv der Angiospermen ähnlich ist; bei Araucaria und Dammara dagegen hängen die langen, wurstförmigen Pollen-

säcke in grösserer Zahl neben einander unter dem Schildchen frei herab. — Die gewöhnlich zarte Wand der Pollensäcke springt endlich der Länge nach auf und entlässt die Pollenkörner, die hier in ausserordentlich grosser Zahl erzeugt werden, da es meist darauf ankommt, dass sie durch den Wind auf die weiblichen Organe desselben oder eines anderen Baumes hingeweht werden. Die an die Mikropylenöffnung der Samenknospen zufällig anliegenden Pollenkörner werden hier durch

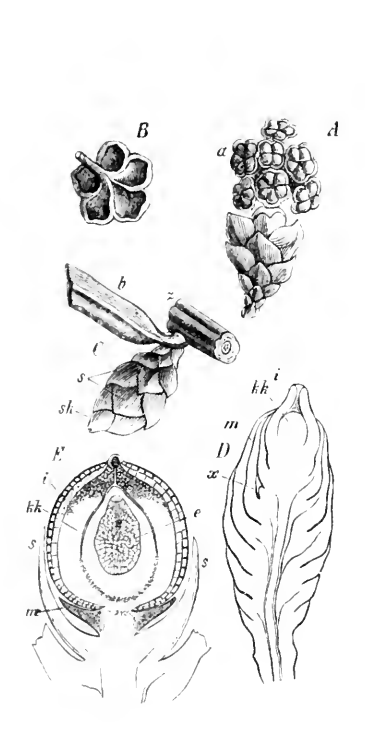



Fig. 318. Taxus baccata: *A* männliche Blüthe (vergr.), bei *a* die Pollensäcke; *B* ein Staubblatt von unten mit geöffneten Pollensäcken; *C* Stück eines Laubsprosses mit Laubblatt *b*, aus dessen Axel die weibliche Blüthe entspringt; *s* dessen Schuppenhülle, *sk* die terminale Samenknospe; *D* Längsschnitt desselben, vergr.; *i* Integument, *kk* Kern der Samenknospe, bei *x* eine axilläre rudimentäre Samenknospe; *E* Längsschnitt durch eine weiter entwickelte Samenknospe vor der Befruchtung; *i* Integument, *kk* Knospenkern, *e* Endosperm, *m* Arillus, *s* Hüllblätter.

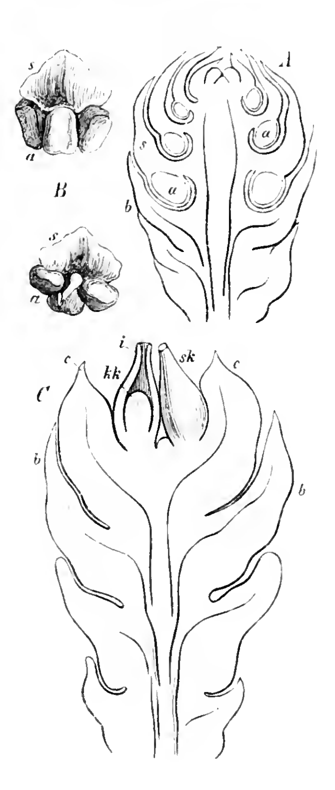



Fig. 319. Juniperus communis. *A* Längsschnitt der männlichen Blüthe, *B* ein Staubblatt von vorn und aussen (die obere Figur) und eines von innen und hinten (die untere Figur) gesehen; *C* Längsschnitt der weiblichen Blüthe. — *a* die Pollensäcke, *s* die schildförmige Lamina des Staubblattes, *b* untere Blätter der Blüthenaxe, *c* Carpelle, *sk* Samenknospe, *kk* Knospenkern, *i* das Integument (*A* und *C* etwa 12mal vergr.).

einen hervortretenden Tropfen von Flüssigkeit festgehalten, die um diese Zeit den Mikropylencanal erfüllt, dann aber eintrocknet und dabei die aufgefangenen Pollenkörner bis auf den Knospenkern hinabzieht, wo diese alsbald ihre Pollenschläuche in das gelockerte Gewebe desselben eintreiben. Bei den Taxineen, Cupressineen, Podocarpen genügt diese Einrichtung, da die Mikropylen frei nach aussen ragen, bei den Abietineen, wo sie zwischen den Tragschuppen und Deckblättern mehr versteckt sind, biden diese selbst zur Zeit der Verstäubung geeignete Canäle und Rinnen, durch welche die Pollenkörner den safterfüllten Mikropylen zuge-

leitet werden (vergl. Strasburger l. c.). — Die grosse Zahl und Leichtigkeit der Pollenkörner begünstigt die Uebertragung selbst auf beträchtliche Strecken durch den Wind; bei den ächten Kiefern und den Podocarpen wird ihre Flugfähigkeit noch durch blasige, hohle Auftreibungen der Exine unterstützt, die in Fig. 351 *IV*, *V* dargestellt sind.

Die an die rudimentäre Prothalliumbildung der Mikrosporen von Selaginella und Isoëtes erinnernde Zellbildung im Innern des Pollenkorns findet bei den Coniferen in ähnlicher Weise wie bei den Cycadeen statt (vergl. Fig. 345); sie erfolgt vor dem Verstäuben der Pollenkörner. Sehr einfach ist dieser Vorgang bei Taxus, Podocarpus, Cupressineen, Araucaria und den ächten Pinus-Arten, wo der Inhalt des Korns durch eine Querwand in eine grosse und eine kleine Zelle zerlegt wird, welch letztere sich nicht weiter verändert (Fig. 351); bei den übrigen Abietineen dagegen wölbt sich die Theilungswand in den Raum der

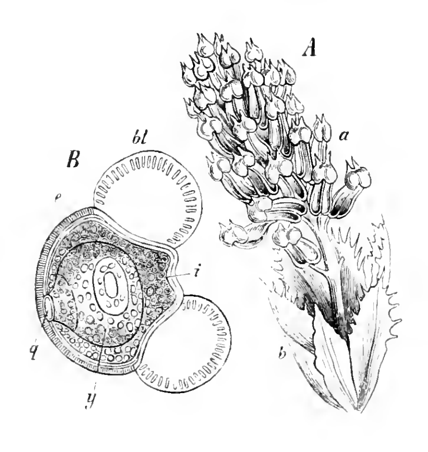



Fig. 350. Abies pectinata: *A* eine männliche Blüthe, *b* zarte Knospenschuppen, ein Perigon darstellend, *a* die Staubblätter, *B* ein Pollenkorn nach Schacht; *e* Exine desselben, welche die beiden grossen blasigen Aufschwellungen *bl* bildet.

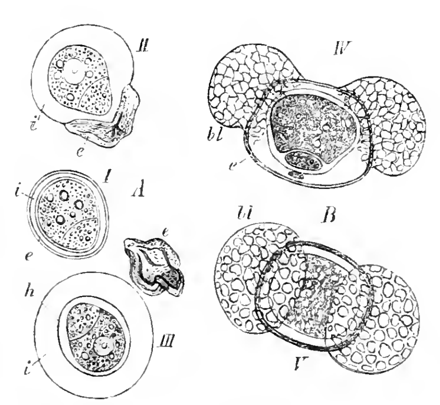



Fig. 351. *A* Pollen von Thuja orientalis vor dem Verstäuben; *I* frisch, *II*, *III* in Wasser liegend, wo die Exine *e* durch Quellung der Intine *i* abgestreift wird. — *B* Pollen von Pinus Pinaster vor dem Verstäuben; *e* die Exine mit ihren blasigen Aufschwellungen *bl* (550).

grossen Zelle hinein, es entsteht im Raum der kleineren Zelle eine Querwand und somit ein zweizelliger Körper, der ähnlich wie bei den Cycadeen dem Hinterende des Korns innen ansitzt. An dieser Stelle findet sich in der Exine des Korns ein Spalt, der früher von Schacht für die Basalzelle des inneren Zellkörpers gehalten wurde, nach Strasburger jedoch in ähnlicher Weise wie die blasigen Auftreibungen der Exine vieler Pinusarten entsteht. — In allen Fällen ist es, wie Strasburger gezeigt hat, die grosse Theilzelle des Pollenkorns, welche zum Pollenschlauch auswächst, also so wie bei den Cycadeen (Fig. 345); dieser repräsentirt gewissermassen das Antheridium, wenn wir den angedeuteten Vergleich mit den höchsten Kryptogamen fortsetzen, während der vor der Schlauchbildung erzeugte innere Zellkörper den vegetativen Zellen in der Mikrospore der Ligulaten entspricht, da er sich gleich jenen nicht weiter verändert. — Eine das Pollenkorn der Coniferen von dem der Angiospermen unterscheidende Eigenthümlichkeit liegt auch in der Zerreissung und Abstreifung der Exine durch die aufquellende

Intine desselben (Fig. 351 *I, II, III*); auch in dieser scheinbar unbedeutenden Thatsache macht sich wieder eine Aehnlichkeit mit den Mikrosporen, und speciell mit denen der Marsiliaceen bemerklich, bei denen das aufquellende Endosporium ebenfalls aus dem Exospor hervortritt.

Der Bau der weiblichen Blüthen ist in den verschiedenen Abtheilungen der Coniferen sehr verschieden, und in manchen Fällen ist man selbst über die Deutung der einzelnen Theile in Zweifel; besonders ist die Stellung der Samenknospen, soweit man aus vorgerückteren Entwickelungszuständen urtheilen kann, sehr variabel, und damit hängt wieder zusammen, dass man über das, was hier Carpell zu nennen sei, verschiedener Meinung sein kann. Die folgende Darstellung dieser Verhältnisse, die sich bei der gebotenen Kürze jeder eingehenden Discussion enthalten muss, schliesst sich der Beobachtung vorgerückterer Entwickelungszustände unmittelbar an[1].

Taxineen. Die weiblichen Blüthen von Taxus entspringen aus Laubblattaxeln gestreckter Holztriebe in Form kurzer Sprösschen mit decussirten, schuppenartig sich deckenden Vorblättern (Fig. 348 *C, D*); die Sprossaxe endigt in einer anscheinend terminalen Samenknospe, deren Kern als Vegetationskegel jener erscheint, doch kommen auch axilläre Samenknospen vor. — Bei Salisburya entspringen die weiblichen Blüthen aus den Laubblattaxeln seitlicher Kurztriebe, die jährlich neue Blattrosetten (Fig. 347 *A*) hervorbringen; die einzelne Blüthe besteht aus einer stielartig verlängerten Axe, die dicht unter ihrem Scheitel zwei, seltener drei seitliche Samenknospen trägt. Weder bei dieser noch der vorigen Gattung finden sich Blattgebilde neben der Samenknospe, die man ihrer Stellung oder ihrem sonstigen Verhalten nach als Carpelle deuten könnte. — Die Gattung Podocarpus entwickelt kleine Blüthensprösschen, welche bei P. chinensis aus Laubblattaxeln (Braun), bei P. chilena aus Axeln von sehr kleinen Schuppenblättchen am Ende gestreckter Laubtriebe hervortreten; sie bestehen aus einem unten dünnen stielartigen, oben keulig angeschwollenen Axengebilde, welches drei Paar decussirter, sehr kleiner Schüppchen trägt; zwischen dem oberen Paar endigt die Blüthenaxe, aus den Axeln des mittleren entspringen die hier anatropen Samenknospen, mit ihrer abwärts gekrümmten Mikropyle der Blüthenaxe zugewendet: gewöhnlich abortirt jedoch die eine, und die Blüthe bleibt einsamig. — Bei Phyllocladus verwandeln sich die unteren Seitenzweige der blattartig bilateral verzweigten Sprosssysteme in weibliche Blüthen, die sich auf einem Stiel erhebend oben keulig anschwellen, wo in den Axeln kleiner Blättchen die grossen Samenknospen stehen (dies nach einer Abbildung bei Decaisne und le Maout). Bei diesen beiden Gattungen können die kleinen Schuppen, aus deren Axeln die Samenknospen entspringen, als Carpelle betrachtet werden, wenn man es für nöthig hält, soche überhaupt anzunehmen.

Cupressineen. Die Samenknospen von Juniperus communis (Fig. 349 *C*) stehen als dreigliedriger Wirtel unter dem nackten Axenende der Blüthe, die als kleines Sprösschen aus einer Laubblattaxel entspringt, und deren Axe dreigliedrige Blattquirle trägt; die Samenknospen alterniren anscheinend mit dem oberen dreigliedrigen Blattquirl und würden so ihrer Stellung nach selbst als metamorphosirte Blätter zu betrachten sein; die Blätter des oberen mit ihnen alternirenden

1) Man vergleiche jedoch Strasburger und Eichler l. c.

Quirls schwellen nach der Befruchtung an, werden unter sich verwachsend fleischig, und bilden die Pulpa der blauen Wacholderbeere, in welcher die reifen Samen gänzlich eingeschlossen sind, sie können daher als Carpelle bezeichnet werden. — Bei den anderen Cupressineen besteht die Blüthe aus decussirten (zwei- oder dreigliedrigen) Quirlen von Blättern, die nach der Befruchtung kräftig heranwachsend eine beträchtliche Grösse erreichen und, die Samen einhüllend, ein Fruchtgehäuse darstellen, die man daher mit Recht als Carpelle oder Fruchtblätter bezeichnen kann; bei Sabina ist das Gehäuse wie bei Juniperus fleischig, beerenartig; bei anderen (Thuja, Cupressus, Callitris, Taxodium) dagegen verholzen die Carpelle und bilden sich in Form gestielter Schilder oder seitlich longitudinal zusammenschliessender Klappen (Frenela) aus, die während der Samenentwickelung sich dicht an einander legen, später aber aus einander weichen, um die reifen Samen ausfallen zu lassen. Die Samenknospen der Cupressineen stehen zuweilen scheinbar in den Axeln der Carpelle; es ist aber zuweilen deutlich, dass sie aus diesen selbst, tief unten an ihrer Insertion, oder auch höher oben entspringen; sie sind aufrecht gestellt. Bei Sabina und Callitris quadrivalvis (Fig. 352) sind nur zwei Paar gekreuzter Carpelle während der Blüthezeit sternförmig aus einander geschlagen; die Samenknospen stehen bei Sabina zu zwei in den Axeln der beiden unteren Carpelle, rechts und links von deren Mediane, nicht selten abortiren einige. Bei Callitris quadrivalvis sind je zwei an einem der unteren Carpelle und zwei höher stehende vorhanden, deren Stellung durch die Entwickelungsgeschichte noch aufgeklärt werden muss. Bei Thuja, Cupressus sind 3—4 Paar gekreuzter Carpelle, bei Taxodium mehr vorhanden; an der Basis der mittleren Carpellpaare sitzen bei Thuja und Taxodium je zwei rechts und links von der Mediane entspringende, aufrechte Samenknospen, bei Cupressus ist ihre Zahl auf jeder Carpellbasis beträchtlich. Bei Arceuthos drupacea und Frenela verrucosa bestehen die Früchte (der Würzburger Sammlung) aus alternirend dreigliedrigen Quirlen von Carpellen, welche bei der letzteren Art nach der Samenreife wie eine sechsklappige Kapsel sich öffnen; jedes Carpell ist hier auf seiner Innenseite zu einer von der Basis bis zur Spitze emporsteigenden dicken Placenta angeschwollen, welche zahlreiche, geflügelte Samen, je drei neben einander in einer Querreihe trägt; solcher Querreihen sind 4—6 an einem Carpell, dessen ganze Innenseite bis nahe zur Spitze hin also Samen trägt.

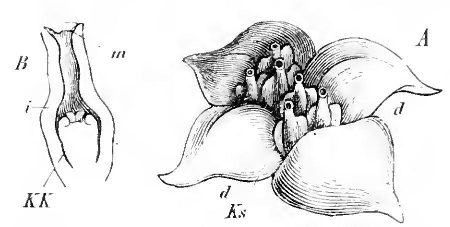


Fig. 352. Callitris quadrivalvis: *A* die weibliche Blüthe, vergrössert; *d d* zwei Paar decussirter Blätter (die Carpelle), in deren Axeln sechs Samenknospen *Ks* sitzen. — *B* eine der Samenknospen, senkrecht auf ihre breitere Seite längs durchschnitten; *KK* der Knospenkern, noch ohne Embryosack, *i* das röhrenförmig verlängerte Integument mit der Mikropyle *m*.

Soweit die Stellungsverhältnisse der Blüthentheile, ohne auf die frühesten Zustände zurückzugehen, gedeutet werden können, zeigt sich also schon in den beiden Familien der Taxineen und Cupressineen eine grosse Mannigfaltigkeit: die Samenknospe ist terminal bei Taxus, lateral unter dem Axenscheitel bei Salisburya, Fruchtblätter scheinen ganz zu fehlen. Bei Podocarpus und Phyllocladus sind solche wohl als kleine Schüppchen, aus deren Axeln die Samenknospen entspringen, angedeutet; aber sie bleiben klein und bilden auch später kein Frucht-

gehäuse. Ein solches entsteht in Form einer Beere oder einer holzigen gefächerten Frucht bei den Cupressineen nach der Befruchtung, indem die fleischigen Carpelle wirklich verwachsen, (Juniperus, Sabina) oder die verholzenden seitlich dicht mit ihren schildartigen Verbreiterungen zusammen schliessen (Cupressus, Thuja, Callitris) oder wie die Klappen einer einfächerigen Kapsel sich verhalten (Frenela); die Carpelle sind aber anfangs auch hier ganz offen. Bei Juniperus communis bilden die Samenknospen einen mit ihnen alternirenden Quirl, bei den anderen stehen sie zu zwei oder mehr auf der Basis der Carpelle oder deren ganze Innenseite bedeckend (Frenela).

Bei den Abietineen sind die bekannten Zapfen (Tannenzapfen, Kieferzapfen) die weiblichen Blüthen (resp. Früchte). Der Zapfen ist ein metamorphosirter Spross, dessen Axe zahlreiche, dichtgedrängte, schraubig gestellte, verholzende Schuppen trägt, an denen die Samenknospen selten zu je einer, meist zu zweien, zuweilen zu mehreren entstehen. Bei den Abietineen im engeren Sinne (Abies, Picea, Larix, Cedrus, Pinus) sind die samentragenden Schuppen (Fig. 353 *A*, *B*, *s*) scheinbar axilläre Gebilde in den Winkeln kleiner Blätter (*c*), welche aus der Zapfenaxe entspringen; die Beobachtung sehr junger Zapfen von Abies pectinata zeigt aber, dass die samentragende Schuppe als eine Protuberanz des sogen. Deckblattes (*c*) selbst an dessen Basis entsteht, also nicht axillär ist. Während dies später nur wenig oder gar nicht fortwächst, vergrössert sich diese seine Excrescenz gewaltig und erzeugt auf ihrer Oberseite die beiden Samenknospen, die ihr mit der einen Seite angewachsen sind und ihre Mikropyle der Zapfenaxe zukehren; die samentragende Schuppe dieser Gattungen ist daher als eine mächtig entwickelte Placenta zu betrachten, welche aus einem an sich kleinen oder selbst verkümmernden Fruchtblatt (Carpell *c* in Fig. 353) hervorwächst[1]. Demnach ist der ganze Zapfen eine Blüthe mit zahlreichen, kleinen, offenen Carpellen (den bisher sogen. Deckblättern), die von ihren samentragenden Placenten (Schuppen) im Wachsthum weit überholt werden. — Auch bei den anderen Abietineen, deren weibliche Blüthen ich nicht zu untersuchen Gelegenheit hatte, ist nach den Beschreibungen zu urtheilen, der Zapfen eine Einzelblüthe mit zahl-

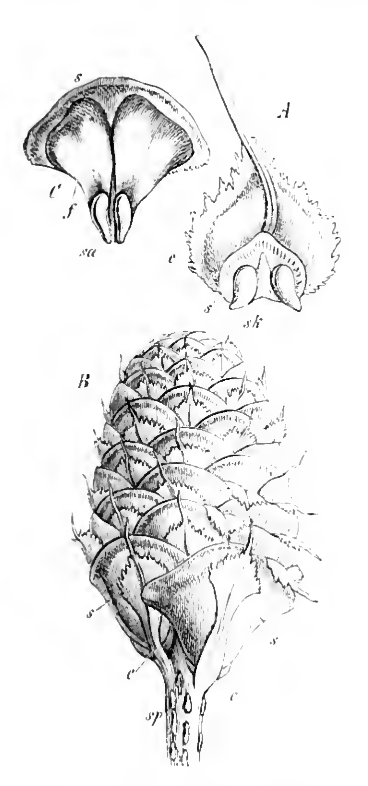



Fig. 353. Abies pectinata (nach Schacht): *A* ein von der weiblichen Blüthenaxe abgelöstes Blatt von oben gesehen, mit der samentragenden Schuppe *s*, an dieser die Samenknospen *sk* (vergr.); *B* oberer Theil der weiblichen Blüthe (des Zapfens) im ausgewachsenen Zustande; *sp* Spindel des Zapfens (Blüthenaxe), *c* Blätter derselben, *s* die sehr vergrosserten samentragenden Schuppen. — *C* eine reife samentragende Schuppe *s* mit den beiden Samen *sa* und ihren Flügeln *f* (verkleinert).

1) Braun und mit ihm Caspary und Eichler betrachten die samentragende Schuppe bei Pinus und Larix selbst als eine Blüthe, d. h. als eine mit ihren beiden Fruchtblättern verschmolzene kurze Axe, die in der Axel des Deckblattes (*c* unserer Fig.) stehen soll. Demnach

reichen, schraubig angeordneten, samentragenden Schuppen, die aber nicht von Tragblättern gestützt sind, sondern aus der Zapfenaxe unmittelbar hervorwachsen und daher selbst Blätter und zwar Fruchtblätter (Carpelle) sind. »Die Schuppen eines Zapfens sind bei ihnen sämmtlich gleicher Art, sie bilden nur einzelne offene Carpelle, und, wenn man nicht den Begriff der Blüthe verwirren will, so muss man die Vereinigung aller auf der nämlichen Axe, den ganzen Zapfen also, als eine Einzelblüthe betrachten, wie dies auch bei den Araucarien, den Cupressineen und den männlichen Kätzchen sämmtlicher Coniferen[1]) gefordert werden muss« sagt Eichler (a. a. O. p. 377) in Bezug auf Dammara Cuninghamia, Arthrotaxis und Sequoia. Bei Araucaria trägt jede Schuppe (Carpell) nur eine Samenknospe, die von ihr, nach Eichler, so umhüllt wird, dass nur die der Zapfenaxe zugekehrte Mikropyle einen offenen Zugang behält: bei Cuninghamia sind drei, bei Arthrotaxis drei bis fünf, bei Sequoia fünf bis sieben Samenknospen, bei Sciadopitys selbst sieben bis acht auf einer Schuppe vorhanden; sie kehren auch hier die Mikropyle der Zapfenaxe zu. Bei Dammara trägt die Schuppe nur eine Samenknospe, welche gleich denen von Sequoia und Sciadopitys (nach Endlicher) nahe der Spitze entspringt und frei herabhängt.

Die Samenknospen sind, wie schon gelegentlich angedeutet wurde, bei den Podocarpen anatrop und mit zwei Integumenten versehen; die der übrigen Coniferen sind grade (atrop) und besitzen nur ein Integument; bei den Cupressineen und Taxineen stehen sie frei aufrecht, bei den Abietineen umgekehrt, mit der Mikropyle der Basis der Tragschuppe zugekehrt und dieser gewöhnlich einerseits angewachsen; ein Funiculus fehlt in diesen Fällen, und die Samenknospe besteht nur aus dem kleinzelligen Knospenkern und einem Integument, das ihn meist hoch überragend einen verhältnissmässig weiten und langen Mikropylecanal bildet, durch den die Pollenkörner bis auf den zuweilen eingesenkten Scheitel des Knospenkerns gelangen (Fig. 347, 348, 349, 352). Durch seitliche Auswüchse des Integuments erscheint die Samenknospe und später der Same nicht selten beiderseits geflügelt, wie bei Callitris quadrivalvis (Fig. 352), Frenela u. a.; der flügelartige Anhang des Samens von Pinus und Abies dagegen entsteht durch Ablösung einer Gewebeplatte von der samentragenden Schuppe, die in Zusammenhang mit dem reifen Samen sich von dieser trennt.

Der Embryosack entsteht durch bedeutende Vergrösserung einer Gewebezelle des Knospenkerns, die ungefähr in der Axe desselben und gewöhnlich tief unten, weit entfernt von der Kernwarze liegt. Bei den Abietineen und Juniperus entsteht der Embryosack sogar unterhalb der Stelle, wo das Integument vom Knospenkern sich trennt; hier ist es auch gewöhnlich nur eine Zelle, die sich zum Embryosack umgestaltet, während bei Taxus nach Hofmeister immer mehrere Embryosäcke angelegt werden, indem einige über einander liegende Zellen einer

wäre der Zapfen dieser Gattungen, abweichend von dem der anderen Coniferen und Cycadeen eine Inflorescenz (vergl. Caspary in Ann. des sc. nat. IV. Serie. XIV, p. 200 und Flora 1862, p. 377), wogegen ich mich bereits in der 1. Aufl., p. 427 ausführlicher ausgesprochen habe. — Die samentragende Schuppe selbst als ein Carpell zu betrachten, hätte bei Pinus und Abies keinen Sinn. — Auch den neueren Ausführungen Mohl's (Bot. Zeitg. 1871, p. 22) und Strasburgers (l. c.) gegenüber kann ich mich nicht entschliessen, die samentragende Schuppe der ächten Abietineen für ein aus zwei Blättern eines unentwickelten Zweiges verwachsenes Gebilde zu halten. Vergl. übrigens auch Van Tieghem in der franz. Uebers. d. B. p. 597.

1) Eichler glaubt hiervon Cephalotaxus und Podocarpus ausnehmen zu müssen.

kurzen axilen Reihe sich vergrössern, isoliren und mit Protoplasma füllen: gewöhnlich wächst aber nur eine derselben weiter fort, um den bleibenden Embryosack zu bilden. — Der Kern des Embryosackes wird bald resorbirt, worauf in dem wandständigen Protoplasma neue Kerne auftreten, um welche sich freie Zellen bilden: bald schliessen diese Zellen seitlich an einander, sie wachsen in radialer Richtung und theilen sich so, dass der Embryosack mit einem parenchymatischen Gewebe erfüllt wird. Bei den Coniferen mit zweijähriger Samenreife, wie Pinus sylvestris und Juniperus communis, wird das im ersten Sommer gebildete Endosperm im Frühjahr wieder aufgelöst, die Protoplasmakörper der primären Endospermzellen isoliren sich durch Verflüssigung ihrer Zellwände und bilden durch Theilung neue zahlreiche Zellen, die den unterdess stark an Umfang zunehmenden Embryosack von Neuem mit parenchymatischem Gewebe erfüllen im Mai des zweiten Jahres.

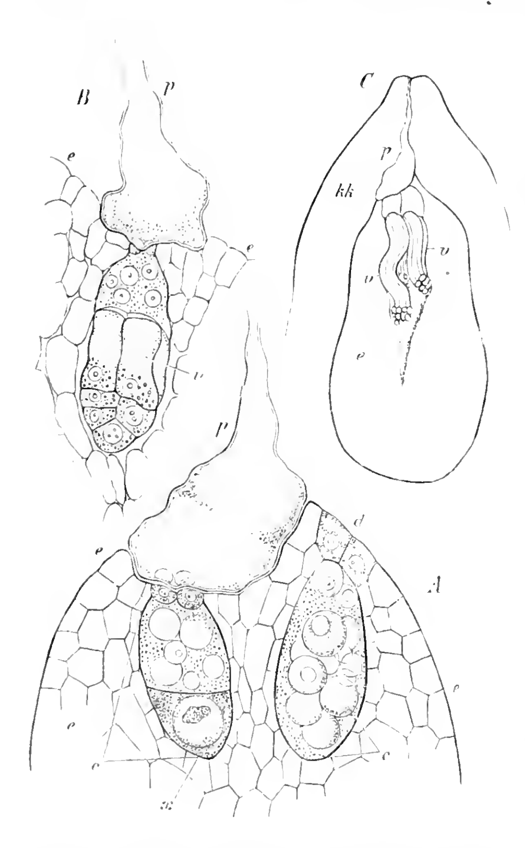



Fig. 354. Taxus canadensis (nach Hofmeister): *A* Längsschnitt durch das obere Ende des Endosperms *e e* und das untere Ende des Pollenschlauchs *p*; *c c* die Corpuscula, *d* Deck- oder Halszellen derselben; das Corpusculum links ist befruchtet (am 5. Juni). 300mal vergr. — *B* Theil des Endosperms mit einem Corpusculum, dessen Vorkeim *v* schon weiter entwickelt ist; *p* der Pollenschlauch (am 10. Juni, 200mal vergr.). — *C* Längsschnitt eines Knospenkerns am 15. Juni: *kk* Knospenkern, *e e* Endosperm, *p* Pollenschlauch, *v v* zwei Vorkeime aus zwei Corpusculis hervorgegangen (50mal vergr.).

Am Scheitel des Embryosackes (der Makrospore) werden aus einzelnen Oberflächenzellen des Prothalliums (oder Endosperms) die Archegonien (früher Corpuscula genannt) angelegt. Sie entstehen nach Strasburger ganz in derselben Weise, wie die Archegonien der höchstentwickelten Kryptogamen. Die genannten Mutterzellen schwellen an und werden durch eine Querwand (parallel der Fläche des sie bedeckenden Embryosackes) getheilt. Es entsteht so eine grosse innere Zelle, die Centralzelle des Archegoniums, und eine obere kleine, dem Embryosack anliegende, aus welcher der Halstheil des Archegoniums sich bildet[1]: dieser bleibt bei Abies canadensis einfach, einzellig, und verlängert sich beträchtlich, der Umfangszunahme des umgebenden Endosperms entsprechend; gewöhnlich aber theilt sich die ursprüngliche Halszelle in mehrere Zellen, die entweder nur in einer Fläche liegen (Fig. 354 *d*, 355 *d*), oder mehrere über einander liegende

1) Eine etwas abweichende Beschreibung der Entstehung des Corpusculums giebt Hofmeister (Vergl. Unters. 129).

Etagen bilden (wie bei Abies excelsa und Pinus Pinaster); von oben gesehen erscheinen die Halszellen als viertheilige oder, wie bei Abies excelsa, als achttheilige Rosette. Die durch die älteren Untersuchungen Hofmeister's bereits constatirte Analogie der Corpuscula mit dem Archegonium der Gefässkryptogamen wurde neuerdings von Strasburger noch einen Schritt weiter gefördert, insofern dieser Beobachter auch die Bildung einer Canalzelle ermittelte; nach ihm wird der Theil des protoplasmatischen Inhalts der grossen Centralzelle, welcher unmittelbar unter dem Halstheil (den sog. Deckzellen) liegt, durch Theilung von dem übrigen abgesondert und so, kurz vor der Befruchtung (d. h. vor dem Eintreffen des Pollenschlauchs am Endosperm), eine kleine Zelle erzeugt, die der bei den Gefässkryptogamen mehrfach erwähnten, später verschleimenden Bauchcanalzelle offenbar aequivalent ist[1]. Bei Abies canadensis und excelsa, sowie bei Pinus Larix ist diese Canalzelle nach Strasburger sehr deutlich, dagegen schwach oder nicht abgegrenzt vom übrigen Inhalt der Centralzelle bei den Cupressineen (Thuja, Juniperus, Callitris). — Wie im Umfang der Centralzelle auch bei den Gefässkryptogamen mit eingesenktem Archegoniumbauch die umgebenden Gewebezellen des Prothalliums sich durch weitere Theilungen zu einer die Centralzelle umgebenden Wandschicht umbilden, so auch bei dem Corpusculum im Endosperm der Coniferen. — Bei den Abietineen ist jedes Archegonium von dem nächstbenachbarten durch mindestens eine, oft durch sehr viele Zellschichten getrennt; die der Cupressineen dagegen berühren einander seitlich (Fig. 355 *cp*); die Corpuscula von Taxus sind kurz, bei denen der Abietineen ist die Centralzelle lang

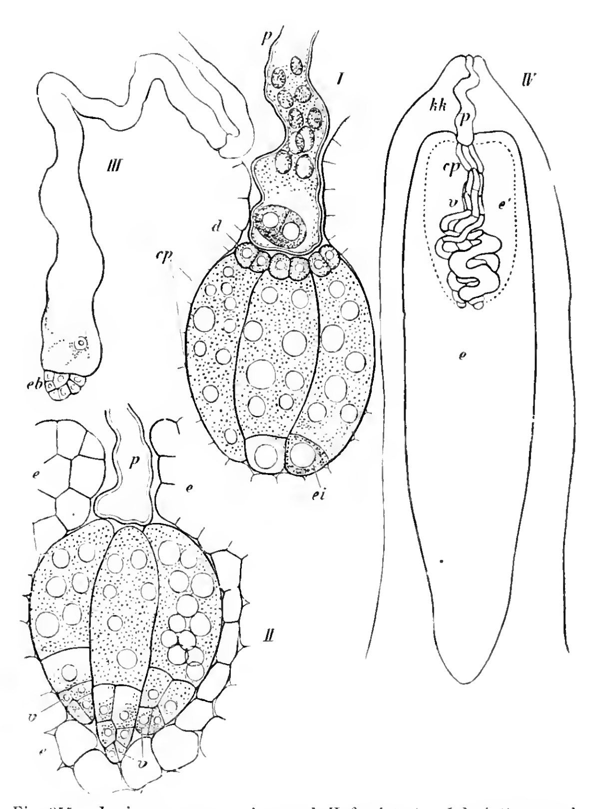



Fig. 355. Juniperus communis (nach Hofmeister). *I* drei Corpuscula dicht neben einander (*cp*), bei zweien derselben ist die (befruchtete) Eizelle *ei* dem unteren Ende eingelagert; *d* Deckzellen, *p* Pollenschlauch (28. Juli, 300mal vergr.). *II* ähnliches Präparat, *e e* das Endosperm, *v v* die Vorkeime. *III* unteres Ende einer der Längsreihen von Zellen eines Vorkeims mit der Embryoanlage *eb*. — *IV* Längsschnitt des Knospenkerns *kk*; *e* das Endosperm, *e'* aufgelockerte Region des Endosperms; *p* Pollenschlauch, *cp* die Corpuscula, *v* die Vorkeime (Anfang August, 80mal vergr.).

[1] In Fig. 354 und 355, die aus der 1. Aufl. herübergenommen sind, ist die Canalzelle nicht angedeutet.

gestreckt, die bei den Cupressineen durch den Druck ihrer Nachbarn sogar kantig wird. — Die Zahl der unter dem Scheitel des Embryosackes im Endosperm entstehenden Archegonien ist sehr verschieden, bei den Abietineen nach Hofmeister und Strasburger 3—5, bei den Cupressineen 5—15 (nach Schacht selbst bis 30), bei Taxus baccata 5—8. — Durch fortdauerndes Wachsthum des umliegenden Endosperms bilden sich trichterartige Einbuchtungen desselben über den Archegonien, die bei manchen Abietineen nur flach, bei Pinus Pinaster, P. strobus u. a. tief und eng sind; hier führt jeder Trichter nur auf einen Archegonienhals hinab; bei den Cupressineen (Callitris, Thuja, Juniperus), wo die Archegonien dicht in einem Haufen liegen), wird dieser von dem Endosperm umwallt und so ein gemeinsamer Trichter gebildet, der noch von der Haut des Embryosackes überspannt bleibt.

Befruchtung. Die Bestäubung der Samenknospen erfolgt vor der Anlage der Corpuscula im Endosperm: die auf der Kernwarze angelangten Pollenkörner treiben den Pollenschlauch anfangs nur auf eine kurze Strecke in das Kerngewebe hinein; es folgt für sie nun eine Ruhezeit, bis sie nach vollendeter Ausbildung der Archegonien im Endosperm von Neuem zu wachsen beginnen, um diese zu erreichen[1]). Diese Unterbrechung im Wachsthum der Pollenschläuche dauert bei den Coniferen mit einjähriger Samenreife nur einige Wochen bis Monate, bei denen mit zweijähriger, wie Juniperus sibirica, communis, Pinus silvestris, P. strobus bis zum Juni des nächsten Jahres. Indem die Pollenschläuche durch eine gelockerte Partie des Kerngewebes vordringen, erweitern sie sich am unteren Ende mehr und mehr unter gleichzeitiger Verdickung ihrer Zellwand, endlich treffen sie an der nun erweichten Wandung des Embryosackes ein, durchbrechen diese, dringen in die oben erwähnten Trichter des Endosperms vor und legen sich fest auf die Halszellen der Corpuscula. Bei den Abietineen und Taxineen befruchtet ein Pollenschlauch nur je ein Corpusculum, es dringen daher einige Pollenschläuche gleichzeitig zu diesem vor; bei den Cupressineen dagegen genügt einer für die ganze Gruppe von Archegonien, die sich unter dem weiten Trichter des Endosperms finden; der Pollenschlauch füllt diesen ganz aus und legt sich breit auf die Halstheile der ganzen Archegoniengruppe; schmale, kurze Ausstülpungen des weiten Schlauches wachsen nun in die einzelnen Archegonienhälse hinein, die Deckzellen aus einander drängend und zerstörend, um endlich bis an die Centralzelle zu gelangen; ähnlich ist es bei den Abietineen und Taxineen, wo der erweiterte Schlauch sich verengend nur in einen Archegoniumhals eintritt, um endlich bis in die Centralzelle vorzudringen. Diese Ausstülpung des dickwandigen Pollenschlauches lässt an ihrer Spitze eine dünne Stelle (ein Tüpfel) erkennen, die offenbar den Uebertritt der befruchteten Substanz durch Diffusion erleichtert, was wahrscheinlich noch durch einen von dem höher liegenden Gewebe auf die ausserhalb des Corpusculums liegende Partie des Schlauchs geübten Druck unterstützt wird. — Nach Hofmeister bilden sich in dem Pollenschlauchende zuweilen einige freie Primordialzellen (Fig. 355 *I*), die man geneigt wäre, für rudimentäre Andeutungen von Spermatozoidenmutterzellen zu halten (etwa entsprechend denen bei Salvinia); neuerdings hat auch Strasburger diese

1) Bei Salisburya (Gingko biloba) erfolgt die Befruchtung sogar erst im October in den bereits abgefallenen, reifen Samen; der Embryo entwickelt sich erst während der Wintermonate im Samen (vergl. darüber Strasburger: die Conif. und Gnetac. 1872 p. 291).

Zellen bei Juniperus und Pinus aufgefunden. — Bezüglich der Vorgänge in der Centralzelle des Archegoniums weichen die Angaben beider Beobachter von einander ab. Nach Hofmeister entstehen im Protoplasma derselben zahlreiche Primordialzellen, die er sämmtlich als »Keimbläschen« (Eizellen) betrachtet; jedoch unterscheide sich eines derselben schon vor der Befruchtung durch Grösse und Inhalt, es liege im oberen oder im mittleren Theil der Centralzelle, sinke aber nach der Befruchtung auf den Grund derselben hinab und schmiege sich diesem ein, den unteren Theil der Centralzelle als Embryoanlage erfüllend, während die übrigen »Keimbläschen« zerstört werden. Strasburger betrachtet dagegen den ganzen protoplasmatischen Inhalt der Centralzelle als Eikörper und lässt Hofmeister's zahlreiche Keimbläschen nur als Vacuolen (Protoplasmabläschen) gelten; die Wirkung der Befruchtung macht sich in der Centralzelle zunächst durch Auflösung ihres Kerns geltend; darauf erscheint im unteren Drittel der Centralzelle sofort die Vorkeimanlage, d. h. es werden hier in verschiedener Weise Zellbildungen eingeleitet, aus deren weiterer Entwickelung je ein oder mehr Embryonen hervorgehen. Unsere von Hofmeister entlehnten Abbildungen (Fig. 354 *x* und 355 I *ei* die eben erwähnte Vorkeimanlage) lassen sich nach beiden Auffassungen deuten; die von Strasburger schliesst sich aber den Verhältnissen im Archegonium der höchsten Kryptogamen sowohl als denen im Embryosack der Angiospermen, und beide vermittelnd, näher an und scheint durch Strasburger's neue Untersuchungen sicher gestellt.

Die erste Anlage des Vorkeims und die Bildung des Embryo an diesem zeigt bei den einzelnen Familien erhebliche Verschiedenheiten, wobei jedoch insofern Uebereinstimmung herrscht, dass gewisse Zellen des Vorkeims durch ihre sehr beträchtliche Streckung die an ihrem Scheitel sitzende Embryoanlage aus dem Grunde der Centralzelle des Archegoniums hinausstossen und so in das Endospermgewebe hineinschieben, wo die Embryoanlage sich zur Keimpflanze entwickelt. — Bei den Cupressineen zerfällt das untere Drittel der Centralzelle (Fig. 355) in drei über einander liegende Zellen, von denen bei Thuja occidentalis nur die beiden oberen durch Längstheilungen in je vier Zellen zerfallen, während die untere alsbald durch schiefe Theilungen die Embryoanlage bildet, die nun durch Streckung der oberen aus dem Corpusculum hinausgeschoben wird; hier liefert also ein Corpusculum nur einen Embryo, der anfangs mit zweischneidiger Scheitelzelle fortwächst, die sich aber später verliert. Bei Juniperus dagegen theilt sich auch die untere der drei übereinander liegenden Zellen durch gekreuzte Längswände in vier Zellen, welche durch Streckung der oberen hinausgeschoben werden: die vier Zellen aber runden sich ab, trennen sich von einander und jede trägt an ihrem Ende eine Embryoanlage; hier gehen also aus einem Corpusculum vier solche hervor, von denen jedoch nur eine zum Keim sich ausbildet. — Anders ist schon die erste Entstehung des Vorkeims der Abietineen: im Grunde der Centralzelle bilden sich hier neben einander in einer Querebene liegend vier Zellen; diese theilen sich durch Querwände in drei über einander liegende Etagen; die Zellen der zweiten Etage wachsen zu sehr langen, vielfach gebogenen Schläuchen aus, während die der oberen als Rosette im Corpusculum stecken bleiben; die vier Zellen der untersten Etage, welche durch jene Streckung in das Endosperm hinausgeschoben werden, theilen sich noch wiederholt und tragen so zur Verlängerung der Vorkeimfäden bei; dann trennen sich die vier

Zellreihen des Vorkeims von einander, jede trägt eine Gipfelzelle, welche die Keimanlage so erzeugt, dass von vornherein die Existenz einer Scheitelzelle ausgeschlossen ist. Es entstehen also auch bei den Abietineen aus einem Corpusculum vier Keimanlagen: jedoch verhält sich Picea vulgaris in dieser Beziehung ähnlich wie Juniperus, indem die untere der drei primären Vorkeimzellen sich nicht spaltet und nur eine Keimanlage bildet. — Bei Taxus baccata besteht die Vorkeimanlage aus zwei oder drei Etagen, deren obere sich streckt und die Vorkeimschläuche bildet; die untere Etage besteht aus vier bis sechs Zellen, von denen jedoch schliesslich nur eine die Keimanlage erzeugt: ein Auseinanderweichen der Schläuche findet nicht statt (Fig 354). Bei Salisburya werden nach Strasburger gar keine Vorkeimschläuche gebildet: das gesammte Protoplasma der Centralzelle des Corpusculums zerfällt nach der Befruchtung in zahlreiche Zellen, welche einen Gewebekörper darstellen, an dessen unterem Ende der Embryo entsteht.

Demnach können bei den Coniferen aus einer Eizelle ein oder mehrere Embryonen hervorgehen, deren Zahl innerhalb eines Endosperms noch dadurch gesteigert wird, dass gleichzeitig mehrere Archegonien befruchtet werden; die Polyembryonie, die bei den Angiospermen nur selten auftritt, ist also bei den Coniferen (überhaupt den Gymnospermen) typisch; doch nur der Anlage nach, denn von den Embryoanlagen entwickelt sich gewöhnlich nur eine zu einem kräftigen Keim, der schon oben beschrieben wurde. Während seiner Ausbildung wächst auch das Endosperm noch kräftig fort, seine Zellen erfüllen sich mit Reservenahrung (Fett und Eiweissstoffen), der es umgebende Embryosack wächst mit und verdrängt endlich das Gewebe des Knospenkerns, während gleichzeitig das Gewebe des Integuments zur Samenschale erhärtet; bei Salisburya bildet aber eine äussere mächtige Gewebeschicht derselben die pulpöse Umhüllung, durch welche der Same einer Pflaume (drupa) ähnlich wird. Die Vorkeimschläuche verschwinden bei diesen Vorgängen gewöhnlich, sollen aber nach Schacht bei Larix erhalten bleiben.

Während der Samenreife erfahren auch die Träger der Samenknospe und die Carpelle weiteres Wachsthum und Consistenzveränderungen: bei Taxus umwächst ein später roth und pulpös werdender Samenmantel (arillus) den reifenden Samen (Fig. 348, $m$), bei Podocarpus wird der die Schüppchen und Samen tragende, schon vorher angeschwollene Theil der Blüthenaxe pulpös, bei Juniperus und Sabina sind es die Carpelle, welche sich zur blauen Wacholderbeere ausbilden, die die Samen einhüllt; bei den meisten anderen Cupressineen wachsen die Carpelle, seitlich zusammenschliessend heran und verholzen; dasselbe geschieht bei den »Abietineen ohne Deckschuppe« (den Cuninghamieen s. oben), während es bei Pinus, Abies, Cedrus, Larix die Placentarschuppen sind, welche nach der Befruchtung mächtig heranwachsend die wahren Carpelle (Deckschuppen) überwachsen und verholzend den reifen Zapfen bilden. In allen diesen Fällen (mit Ausnahme von Podocarpus, Salisburya und Taxus) wird der reifende Same durch die Carpelle oder Placentarschuppen fest und eng eingeschlossen, er reift im Inneren der Frucht, deren Theile sich erst nach vollendeter Reife wieder aus einander schlagen oder abfallen (wie bei Abies pectinata), um die Aussaat der Samen zu vermitteln.

So lange über die Natur der weiblichen Blüthe mancher Gattungen noch Zweifel bestehen, kann auch die systematische Gliederung der Coniferen nur als vorläufig gelten; mit Endlicher (Synopsis coniferarum. Sangalli 1847) unterscheiden wir folgende Familien:

Fam. 1. Cupressineen: Blätter, auch die der Blüthe, opponirt oder in mehrgliedrigen Quirlen (bei der Abth. e einzeln), Blüthen monoecisch oder dioecisch; Staubblätter vorn schildförmig, Pollensäcke zu (zwei) drei oder mehr am Schildchen; die weibliche Blüthe besteht aus alternirenden Quirlen von Carpellen, welche an ihrer Basis oder auf ihrer Innenfläche ein, zwei oder viele aufrechte Samen tragen (bei Juniperus communis alterniren die Samenknospen an der Blüthenaxe mit den drei Carpellen). Embryo mit 2, selten 3 oder 9 Cotyledonen.

a) Juniperinae: Frucht beerenartig (Juniperus, Sabina).

b) Actinostrobeae: Carpelle klappig zusammengelegt, später als 4- oder 6strahliger Stern aus einander geschlagen (Widdringtonia, Frenela, Actinostrobus Callitris, Libocedrus).

c) Thujopsideae: Carpelle einander theilweise deckend (Biota, Thuja, Thujopsis).

d) Cupressineae verae: Carpelle vorn schildförmig polygonal (Cupressus, Chamaecyparis).

e) Taxodineae: Carpelle schildförmig oder deckend; Blätter alternirend (Taxodium, Glyptostrobus, Cryptomeria).

Fam. 2. Abietineen: Blätter meist lang nadelförmig, spiralig gestellt, einzeln oder an besonderen Kurztrieben, zu 2, 3 oder in Rosetten. — Blüthen monoecisch, selten dioecisch. — Staubblätter zahlreich, mit 2 oder mehr langen Pollensäcken. — Die weibliche Blüthe besteht aus zahlreichen schraubig gestellten, schuppenartigen Samenträgern, die entweder selbst Carpelle sind oder aus kleinen Carpellen hervorwachsen und verholzen. — Samenknospen mit der Mikropyle der Basis des Trägers zugekehrt. — Embryo mit 2 bis 15 Cotyledonen.

a) Abietineae verae: Samen zu je zwei auf einer schuppenförmigen Placenta, die aus einem kleinen offenen Fruchtblatt entspringt (Pinus, Tsuga, Abies, Larix, Cedrus).

b) Araucariae: Same einzeln auf dem Carpell, von diesem eingehüllt (Araucaria).

c) Cuninghamieae: Samen zu einem bis vielen auf einem Carpell (Dammara, Cuninghamia, Arthrotaxis, Sequoia, Sciadopitys).

Fam. 3. Podocarpeen: Blätter nadelförmig oder breiter, schraubig gestellt. — Blüthen dioecisch oder monoecisch. — Staubblätter kurz, mit zwei rundlichen Pollensäcken. — Die weibliche Blüthe besteht aus einer oben anschwellenden Axe mit kleinen Schuppenblättern, aus deren Axeln (?) die Samenknospen entspringen. — Embryo mit 2 Cotyledonen:

Podocarpus (Dacrydium, Mikrocachrys).

Fam. 4. Taxineen: Blätter schraubig gestellt, nadelförmig, öfter verbreitert oder sehr breit; Phyllocladus ohne Laubblätter, diese durch blattähnliche Zweige ersetzt. — Blüthen immer dioecisch. — Staubblätter verschieden geformt, 2, 3, 4 bis 8 hängende Pollensäcke tragend. Weibliche Blüthe aus einer nackten oder mit kleinen Blättchen besetzten Axe, welche die aufrechten Samenknospen terminal oder seitlich trägt, bestehend. — Der reife Same von einem fleischigen Arillus umwachsen, oder mit fleischiger Aussenschicht der Samenschale. — Embryo mit 2 Cotyledonen:

Phyllocladus, Salisburya, Cephalotaxus, Torreya, Taxus.

## C. Die Gnetaceen[1].

Diese Abtheilung umfasst drei Gattungen von auffallend verschiedenem Habitus: die Ephedrae sind Sträucher ohne Laubblätter, mit dünnen, langen,

1) Vergl. Strasburger: »die Coniferen und die Gnetaceen«. Jena 1872.

cylindrischen, grünrindigen Zweigen, an deren Gliederungen je zwei opponirte, winzig kleine Blättchen sitzen, die zu einer zweizähnigen Scheide verwachsen, und aus deren Axeln die Seitenzweige entspringen; bei Gnetum sind die Blätter ebenfalls opponirt an den gegliederten Axen, aber gross, gestielt, mit breiter, lanzettlicher Lamina und fiederiger Nervatur. Die auch sonst sehr merkwürdige Welwitschia mirabilis endlich besitzt überhaupt nur zwei Laubblätter (wahrscheinlich die Cotyledonen) von ungeheurer Grösse; sie sind im Alter zerschlitzt und auf dem Boden hingestreckt: der Stamm bleibt kurz, ragt nur wenig aus der Erde, ist oben breit mit einer Furche über den Scheitel und geht rübenartig unten in die Pfahlwurzel über. (Weiteres über diese sonderbare Pflanze siehe in Flora 1863. p. 459.)

Die Blüthen der Gnetaceen sind eingeschlechtlich in dioecischen (Ephedra) oder monoecischen Inflorescenzen; diese haben eine scharf umgrenzte Form und entspringen bei Ephedra und Gnetum aus den opponirten Blattaxeln. Die männliche Blüthe dieser Gattungen besteht aus einem zweitheiligen kleinen Perigon, in dessen Mitte ein stielartiger Träger hervorragt, der bei Gnetum oben zweitheilig ist und zwei zweifächerige Antheren, bei Ephedra deren eine grössere Zahl in ein Köpfchen zusammengedrängt trägt. Auch die weibliche Blüthe hat (nach Eichler. Flora 1863, p. 463, 531) bei Gnetum, wie bei Ephedra ein Perigon, bei jener flaschenförmig, bei dieser dreitheilig; es umhüllt eine Samenknospe von centraler Stellung, die bei Ephedra ein, bei Gnetum zwei Integumente besitzt, deren inneres griffelartig verlängert ist. Im Pollenkorn von Ephedra wird ähnlich wie bei den Cupressineen eine kleine Zelle abgegliedert; das Endosperm erzeugt 3—5 Archegonien mit gestreckter Centralzelle und sehr langem, durch Querwände gegliedertem Halstheil, an dessen Basis eine deutliche Baucheanalzelle sichtbar wird (Strasburger). — Bei Gnetum besteht die aus der Laubblattaxel entspringende Inflorescenz aus einer gegliederten Axe mit verticillirten Blättern, in deren Axeln die Blüthen, männliche und weibliche, angehäuft sind. — Die Inflorescenzen von Welwitschia mirabilis sind dichotomisch verzweigte Cymen von fast einem Fuss Höhe; sie entstehen oberhalb der Insertion der beiden mächtigen Blätter im Umkreis des breiten Stammscheitels. Die Zweige der Inflorescenzen sind stielrund, gegliedert, entspringen aus den Axeln der Hochblätter und tragen aufrechte, länglich cylindrische Zapfen; diese sind mit 70—90 breit eirunden, vierreihig dicht über einander stehenden Schuppenblättern besetzt, in deren Axeln die einzelnen Blüthen sitzen, männliche und weibliche auf verschiedene Zapfen vertheilt. Die männlichen Blüthen sind scheinbar hermaphrodit, besitzen ein Perigon von zwei Paar decussirten Blättchen; die unteren sind ganz frei, sichelförmig gekrümmt, spitz, die oberen breit spatelförmig und an der Basis in eine zusammengedrückte Röhre verwachsen. Innerhalb dieser Röhre finden sich sechs am Grunde monadelphisch verwachsene Staubgefässe, mit cylindrischen Trägern und endständigen kugeligen, dreifächerigen Antheren, die über dem Scheitel mit einer dreischenkeligen Spalte aufspringen; die Pollenkörner sind einfach (?) und elliptisch. Das Centrum der Blüthe nimmt eine einzige, aufrechte, orthotrope (atrope), mit breiter Basis sitzende Samenknospe ein, ohne weitere Umhüllung als ein einfaches Integument, das in eine griffelähnliche Röhre mit scheibenförmig ausgebreitetem Rand ausgezogen ist; dem Knospenkern fehlt jedoch der Embryosack, er ist steril. — Bei den weiblichen Blüthen ist das Perigon schlauchförmig, stark zusam-

mengedrückt, etwas geflügelt und ganz ungetheilt; jede Andeutung männlicher Organe fehlt; die Samenknospe (hier natürlich mit Embryosack) ist gänzlich vom Perigon umschlossen und von derselben äusseren Form wie die in der männlichen Blüthe, nur mit dem Unterschied, dass die ausgezogene Spitze des Integumentes blos einfach geschlitzt, nicht aber tellerartig ausgebreitet ist. — Zur Reifezeit wird der Zapfen gegen zwei Zoll lang und scharlachroth; die Schuppen bleiben stehen, das Perigon vergrössert sich beträchtlich und wird breit geflügelt, seine Höhlung ist oben in einen feinen Canal verengert, durch den die Spitze des Integuments hindurchgeht. Der Same von derselben Form wie die unbefruchtete Samenknospe enthält reichlich Endosperm, in welchem der dicotyle Embryo axil liegt; er ist an seinem Wurzelende dick und hier an dem sehr langen, schraubig gewundenen Embryoträger befestigt. — Im Embryosack findet bereits vor der Befruchtung Endospermbildung statt, es werden Corpuscula ohne Hals, also nur die Central- oder Eizellen gebildet, die aus dem Embryosack zu 20—60 herauswachsen und in canalartige Lücken des Knospenkerns vordringen; dort werden sie von den ihnen entgegenwachsenden Pollenschläuchen befruchtet, worauf sich im unteren Theil der Corpuscula die Vorkeime bilden, deren Embryoträger bis drei Zoll lang werden (gewunden); bei 2—8 befruchteten Corpusculis kommt doch nur ein Embryo zur Ausbildung (Flora l. c.).

---

## Anhang. Ueber die Gewebebildung der Gymnospermen.

Aus dem reichen, aber noch nicht gesichteten Material will ich hier nur Einzelnes, was zur Charakteristik dieser Abtheilung beiträgt, hervorheben:

Die Fibrovasalstränge [1]) verhalten sich im Allgemeinen ähnlich wie die der Dicotylen: es ist ein System gemeinsamer Stränge vorhanden, deren absteigende Blattspuren im Stamm sich in einen Kreis ordnen, wo durch Interfascicularcambium ein geschlossener Cambiumring entsteht, der nun das dauernde Dickenwachsthum vermittelt; der aufsteigende Schenkel jeder Blattspur, der ins Blatt selbst ausbiegt, nimmt bei den Cycadeen mehr oder minder den Charakter eines geschlossenen Stranges an, während er im Blatt vieler Coniferen wenigstens das Ansehen eines offenen Stranges behält. — Ausser den Blattspuren werden im Stamm der Coniferen und Ephedra keine (stammeigenen) Stränge erzeugt, bei den Cycadeen aber und bei Welwitschia treten im älteren Stamm Stränge auf, die allerdings nur Abzweigungen der Blattspurstränge sind, sich aber in hohem Grade unabhängig von diesen weiter entwickeln; so kommen bei manchen Cycadeen im Markgewebe dünne, isolirte Stränge vor, in der Rinde aber entwickelt sich bei manchen ein System dicker Strangzweige, die im Alter sogar einen oder mehr scheinbare Holzringe in der Rinde bilden können. Nach der unklaren Schilderung Hooker's finden sich in der Rinde von Welwitschia Stränge, die einer den ganzen Stamm umhüllenden Meristemschicht ihre Entstehung verdanken. — Die Coniferen, wie erwähnt, besitzen blos gemeinsame Stränge, deren Blattspurstränge durch eine Anzahl Internodien hinabsteigen und sich dann einseitswendig oder auch, indem sie sich in zwei Schenkel spalten, nach beiden Seiten hin an ältere, tiefere

---

1) Mohl: Bau des Cycadeenstammes (Verm. Schr. p. 195). — Kraus: Bau der Cycadeen-Fiedern (Jahrb. f. wiss. Bot. IV, p. 329). — Geyler: Ueber Gefässbündelverlauf bei Coniferen (ibid. VI, p. 68). — Thomas: Vergl. Anat. des Conif.-Blattes (ibid. IV, p. 43). — Mohl: Ueber die grossen getüpfelten Röhren von Ephedra (Verm. Schr. 269). — Hooker über Welwitschia (übers. in Flora 1863, p. 474). — Dippel: Histologie der Coniferen (Bot. Zeitg. 1862 und 1863). — Rossmann: Bau des Holzes (Frankfurt a. M. 1865). — Mohl: Botan. Zeitg. 1871 p. 1.

Blattspurstränge anlegen. — Die Blätter erhalten bei den Coniferen, wo sie schmal sind, nur einen Fibrovasalstrang aus dem Stamm, der sich dann gewöhnlich in dem Blatt in zwei nebeneinander hinlaufende Hälften spaltet (Fig. 102); sind die Blätter breiter, so treten zwei (Salisburya, Ephedra) oder selbst drei Stränge ein; bildet das Blatt eine flache, breite Lamina, wie bei Salisburya, Dammara, so verzweigen sich die Stränge in dieser, ohne aber netzartige Anastomosen zu bilden; bei Salisburya sind sie hier wiederholt dichotomisch verzweigt. Diese Stränge bilden bei den Coniferen in der Lamina meist keine hervortretenden Nerven, sie verlaufen vielmehr mitten im Blattgewebe. In die mächtigen beiden Laubblätter von Welwitschia treten zahlreiche Bündel ein, deren parallele Verzweigungen in der mittleren Gewebeschicht verlaufen. Auch in die grossen gefiederten Blätter der Cycadeen treten mehrere Stränge ein, die innerhalb der Stammrinde fast horizontal bogig verlaufen und im Blattstiel, wenn dieser dick ist, sich in zahlreiche starke Bündel spalten, die auf dem Querschnitt zierlich angeordnet sind (bei Cycas revoluta z. B. in Form eines umgekehrten $\Omega$); sie verlaufen parallel in der Spindel des gefiederten Blattes und geben Zweige in die Pinnen ab, wo sie entweder in der mittleren Gewebeschicht parallel (Dioon) oder dichotomirend (Encephalartos) verlaufen, bei Cycas aber einen unten vorspringenden Mittelnerven bilden. Der Verlauf der Stränge im Blatt der Cycadeen zeigt demnach entschiedene Aehnlichkeit mit dem vieler Farne.

Der Holzkörper des Stammes besteht aus den absteigenden, anfangs völlig isolirten Blattspuren, die aber bald durch Cambiumüberbrückungen der Markverbindungen zu einem geschlossenen Ring (Cylindermantel) verschmelzen. Der primäre Xylemtheil, die sogen. Markscheide, welche aus den Xylembündeln der einzelnen Blattspuren besteht, enthält bei allen Gymnospermen, so wie bei den Dicotylen, lange und enge Gefässe mit ringförmigen oder spiraligen Verdickungsbändern, weiter nach aussen treten netzförmig verdickte oder leiterförmige Gefässe auf. Das secundäre, vom Cambiumring nach dem Aufhören des Längenwuchses erzeugte Holz besteht bei den Cycadeen und Coniferen aus langen, prosenchymatisch in einander geschobenen Tracheïden (p. 25) mit wenigen gehöften, grossen Tüpfeln, die wenigstens im späteren Holz meist kreisrund sind; zwischen diesen Tracheïden und den Spiralgefässen der Markscheide finden sich alle möglichen Uebergangsformen. Das secundäre Holz der Cycadeen und Coniferen unterscheidet sich von dem der Dicotylen auffallend dadurch, dass es nur aus dieser einen prosenchymatischen[1] Zellform zusammengesetzt ist, dass ihm die weiten getüpfelten, kurzgliedrigen Gefässe fehlen, welche die dichte, engzellige Holzmasse der Dicotylen durchsetzen. In jüngeren Cycadeenstämmen haben die Tracheïden mit breiten gehöften Tüpfeln, also mit mehr oder minder leiterförmiger Wand keine geringe Aehnlichkeit mit den langen prosenchymatischen Gefässzellen der Gefässkryptogamen, und diese Aehnlichkeit erstreckt sich selbst auf die Tracheïden der Coniferen, insofern diese entschieden prosenchymatisch sind, wenn auch die geringere Zahl und runde Form der gehöften Tüpfel schon weiter von jenen abweicht. Gewöhnlich sind die gehöften Tüpfel der Coniferen nur auf der den Markstrahlen zugekehrten Wandfläche entwickelt, in einer oder zwei Reihen, bei Araucaria auch in mehreren und hier dicht gedrängt. — Wie die Gnetaceen sich in ihrem Blüthenbau und Habitus den Dicotylen annähern, so auch im Bau des secundären Holzes; bei Ephedra finden sich in diesem neben den gewöhnlichen Tracheïden im inneren Theil der Holzringe weite Gefässröhren, deren Glieder aber durch schiefe Querwände getrennt, also noch prosenchymatisch und mit mehreren rundlichen Löchern durchbrochen sind; ihre Seitenwände zeigen gehöfte Tüpfel, wie die Tracheïden; sie zeigen schlagend, dass die ächten Gefässe im secundären Holze der Dicotylen mit den aus prosenchymatischen Gliedern bestehenden Gefässen der Gefässkryptogamen durch Uebergänge verbunden sind. — Dem Holz der Welwitschia sollen die Tracheïden mit doppelt gehöften Tüpfeln ganz fehlen, dafür soll es dickwandige »poröse Gefässe« führen.

---

1) Holzparenchym wird nicht oder in geringer Menge gebildet.

Die Xylemstrahlen des secundären Holzkörpers sind bei den Coniferen sehr schmal, oft nur eine Zelle breit; ihre Zellen sind stark verholzt und mit geschlossenen Tüpfeln den benachbarten Tracheïden angelagert. Bei den Cycadeen sind die Xylemstrahlen breiter, und ihr Gewebe gleicht mehr dem Parenchym des Markes und der Rinde; vermöge ihrer Zahl und Breite erscheint der ganze Holzkörper locker, seine prosenchymatischen Elemente auf dem Tangentialschnitt stark hin und her gebogen. Der Phloëmtheil der Fibrovasalmassen der Gymnospermen ist dem der Dicotylen ähnlich; er ist meist aus ächten, stark verdickten Bastfasern, Cambiform, Gitterzellen und parenchymatischen Elementen zusammengesetzt, die bei den Coniferen in wechsellagernden Schichten gebildet werden. Im Allgemeinen herrscht der Weichbast vor.

Das Grundgewebe im Stamm der Gymnospermen wird durch den Holzring in Mark und in primäre Rinde geschieden. Beide sind bei den Cycadeen sehr mächtig entwickelt, zumal das Mark, und bestehen aus ächtem Parenchym, während der Holzkörper an Masse sehr zurücktritt. Auch bei Welwitschia scheinen die parenchymatischen Gewebe vorzuwiegen, ihre überwiegende Masse dürfte aber aus dem erwähnten Meristemmantel des Stammes entstehen. Bei dieser so merkwürdigen Pflanze findet sich in allen Organen eine grosse Zahl der sogen. Spicularzellen zerstreut; sie sind spindelförmig oder verzweigt, sehr verdickt, in ihrer Zellhaut sind zahlreiche schön ausgebildete Krystalle dicht neben einander eingebettet. Aehnliche Gebilde fehlen auch den Coniferen nicht (p. 68).

Das parenchymatische Grundgewebe der Coniferen tritt mit zunehmendem Alter des Stammes (und der Wurzel) sehr zurück; mit Ausnahme des hier dünnen Markes besteht der Stamm schliesslich ganz aus den Producten des Cambiumringes, da die primäre Rinde, später sogar die äusseren, immer nachwachsenden Schichten der secundären Rinde zur Borkebildung verbraucht werden. Bei den Cycadeen, deren Dickenwachsthum unbedeutend ist, tritt auch die Korkbildung sehr zurück, bei Welwitschia scheint sie (Flora 1863, p. 475) ganz zu fehlen (?).

Saftführende Intercellulargänge sind bei den Gymnospermen sehr verbreitet; ihr Bau ist im Allgemeinen der auf p. 79 und p. 95 erläuterte. Bei den Cycadeen durchziehen sie alle Organe in grosser Zahl und enthalten Gummi, welches auf Querschnitten in dicken zähen Tropfen ausquillt; bei den Coniferen dagegen enthalten sie Terpentinöl und Harz; sie finden sich hier im Mark des Stammes, im ganzen Holzkörper und in der primären und secundären Rinde, sowie auch in den Blättern (Fig. 102) verbreitet, immer der Längsrichtung der Organe folgend, gleich den Gummigängen der Cycadeen; bei vielen Coniferen mit kurzen Blättern finden sich in diesen aber auch rundliche Harzdrüsen (Callitris, Thuja, Cupressus, nach Thomas); bei Taxus fehlen die Harzgänge gänzlich[1].

Die Laubblätter der Cycadeen und Coniferen sind mit einer meist stark cuticularisirten derben Epidermis überzogen, in der sich zahlreiche Spaltöffnungen mit je zwei Schliesszellen finden. Bei den ersteren sind sie mehr oder weniger tief eingesenkt, nur auf der Unterseite der Lamina vorhanden und hier entweder ordnungslos zerstreut oder reihenweise zwischen den Nerven angeordnet (Kraus). — Die Schliesszellen liegen auch bei den Coniferenblättern nach Hildebrandt (Bot. Zeitg. 1869, p. 149) immer in die Epidermis eingesenkt, es ist somit immer ein Vorhof der Spaltöffnung vorhanden. Die Spaltöffnungen sind bei den Coniferen entweder auf beiden oder nur auf einer Seite des Blattes entwickelt; ist dieses breit (Dammara, Salisburya), so sind sie ordnungslos zerstreut, sind die Blätter nadelförmig, so liegen sie meist in Längsreihen, auch auf den grossen Blättern der Welwitschia sind sie reihenweise geordnet — Ihre derbe Beschaffenheit verdanken die Cycadeen- und Coniferenblätter einer oft mächtig entwickelten Hypodermschicht (Fig. 103), die aus stark verdickten, häufig langen, faserartigen, der Oberfläche parallel liegenden Zellen be-

1) Ausführlicheres bei Van Tieghem in dessen franz. Uebersetzung meines Lehrbuchs p. 575.

steht, im Blatt von Welwitschia besteht dieses Hypoderma aus lockerem, saftigem, von Faserbündeln durchzogenem Gewebe (Flora 1863, p. 490), welches durch eine Masse von Spicularzellen Festigkeit gewinnt. — Das Chlorophyllgewebe der Blätter liegt unter diesen Schichten und ist bei den Cycadeen und breiteren Coniferenblättern auf der Oberseite als sogen. Pallisadengewebe entwickelt, d. h. seine Zellen sind senkrecht zur Blattfläche verlängert und dicht gedrängt; bei den Gattungen Pinus, Larix, Cedrus zeigen die chlorophyllhaltigen Zellen die schon p. 75 erwähnten Einfaltungen der Haut. — Die mittlere Schicht des Blattgewebes, in welcher auch die Fibrovasalstränge verlaufen, ist bei den Gymnospermen gewöhnlich eigenthümlich ausgebildet; bei den Cycadeen und Podocarpeen besteht sie aus quer zur Blattaxe und zu den Strängen gestreckten, den Blattflachen parallelen Zellen, die grosse Intercellularräume übrig lassen (Querparenchym, Thomas; Transfusionsgewebe, Mohl); in den Nadeln der Abietineen wird der gespaltene Fibrovasalstrang von einem farblosen Gewebe umhüllt, welches gegen das umgebende Chlorophyllgewebe (Fig. 102) scharf abgegrenzt ist. Es ist parenchymatisch und durch die zahlreichen eigenthümlichen tupfelähnlichen Bildungen ausgezeichnet (Fig. 356. Ausführlicheres darüber bei Mohl, botan. Zeitg. 1871, Nr. 1—2).

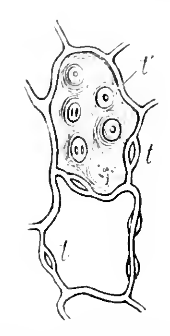



Fig. 356. Pinus Pinaster; zwei Zellen des farblosen Parenchyms in der Umgebung des Fibrovasalstranges des Blattes; bei *tt* die tüpfelähnlichen Bildungen im Durchschnitt, bei *t'* von der Fläche aus gesehen.

## Die Angiospermen[1]).

1) Die Mono- und Dicotylen unterscheiden sich von den Gymnospermen darin, dass ihre Samenknospen im Innern eines Gehäuses, des Fruchtknotens, entstehen, das Endosperm im Embryosack erst nach der Befruchtung angelegt wird, dass das Pollenkorn ohne vorhergehende Zellbildungen den Pollenschlauch als Auswuchs seiner inneren Haut hervortreibt; Merkmale, auf deren weitgreifende Beziehungen schon in der allgemeinen Einleitung zu den Phanerogamen hingewiesen wurde. Zugleich treten aber auch im ganzen Aufbau dieser Pflanzen Eigenheiten hervor, welche sie von den anderen Gefässpflanzen vielfach unterscheiden, und dies gilt besonders von der Blüthen- und Fruchtbildung, in der die sonst üblichen morphologischen Verhältnisse so eigenthümliche Combinationen und Abänderungen erfahren, dass eine ausführlichere Darstellung derselben der speciellen Charakteristik der beiden Classen vorausgehen muss.

2) Die Blüthe im Ganzen[2]). Die Angiospermenblüthe ist nur selten in dem Sinne terminal, dass schon der aus der Keimaxe sich entwickelnde Hauptstamm mit einer Blüthe abschliesst, die Pflanze also einaxig ist; in diesem Falle pflegt dann eine sympodiale (cymöse) Inflorescenz sich zu entwickeln, indem un-

1) Von ἀγγεῖον, Behälter (Fruchtknoten) und σπέρμα, der Same.

2) Die wichtigste und umfassendste Bearbeitung der Angiospermenblüthe ist Payer's Traité d'organogénie de la fleur (Paris 1857) mit 154 prachtvollen Kupfertafeln und vortrefflichem Text. — Ferner Van Tieghem: Recherches sur la structure du pistil (Mém. des savants étrangers XXI 1871), und dessen Anm. in der franz. Uebers. d. B. p. 622.

terhalb der ersten Blüthe neue Sprosse mit Endblüthen hervortreten; häufiger sind es aber erst Sprosse der zweiten, dritten oder höheren Generation, die mit einer Blüthe endigen, so dass die Pflanze in dieser Beziehung als zwei-, drei- oder mehraxige bezeichnet werden kann.

Während bei den Gymnospermen die Blüthen typisch getrennten Geschlechts (diclinisch) sind, herrscht bei den Angiospermen entschieden der Hermaphroditismus vor, obgleich auch monoecische und dioecische Arten, Gattungen und Familien nicht gerade selten sind. Die männlichen Blüthen sind von den weiblichen zuweilen wesentlich verschieden gebaut (Copuliferen, Cannabineen), meist aber kommt die Diclinie nur durch theilweisen oder vollständigen Abortus des Androeceums der einen, des Gynaeceums der anderen Blüthen zu Stande, die übrigens nach demselben Typus gebaut sind (vergl. Fig. 357 *A*); in solchen Fällen kommt es denn auch vor, dass neben den männlichen und weiblichen Blüthen auch noch hermaphroditische sich ausbilden (Polygamen z. B. Fraxinus excelsior, Saponaria ocymoides, Acer u. a.). Aber selbst in den meisten Fällen, wo männliche und weibliche Organe in den hermaphroditischen Blüthen vollkommen ausgebildet und functionsfähig sind, findet die Befruchtung doch durch Uebertragung des Pollens der einen Blüthe auf das Gynaeceum anderer Blüthen oder selbst anderer Pflanzen derselben Art statt, weil entweder die Bestäubung innerhalb derselben Blüthe durch die Einrichtung derselben unmöglich ist (Dichogamen), oder weil der Pollen nur auf Samenknospen einer anderen Blüthe befruchtend einwirkt (Orchideen, Corydalis u. a.); Verhältnisse, auf die wir im III. Buch bei der Physiologie der Sexualität ausführlicher eingehen werden.

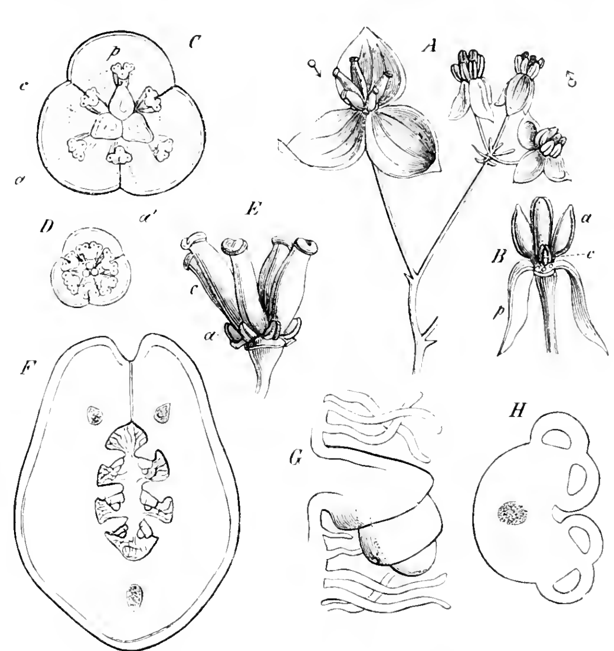



Fig. 357. Akebia quinata: *A* ein Theil der Inflorescenz, ♀ weibliche, ♂ männliche Blüthen; *B* längs durchschnittene männliche Blüthe, *c* deren sterile Carpelle: *C* Querschnitt einer weiblichen Blüthe vergrössert, *D* der männlichen Blüthe; *E* das Gynaeceum der weiblichen Blüthe mit den kleinen Staubgefässen *a*; *F* ein Fruchtknoten quer durchschnitten; *G* eine Samenknospe, *H* Querschnitt einer Anthere. — *a* äussere, *a'* innere Staubgefässe, *c* Carpelle *p* Perigon.

Bei den Gymnospermen fanden wir die Blüthenaxe meist so verlängert, dass die Geschlechtsorgane, zumal wenn sie zahlreich sind, deutlich über einander in alternirenden Quirlen oder aufsteigenden Schraubenlinien angeordnet erscheinen; bei den Angiospermen ist dagegen die Blüthenaxe, soweit sie die Hüllen und die Geschlechtsorgane trägt, so verkürzt, dass der Raum für die Insertion der ver-

schiedenen Blattgebilde durch eine entsprechende Verbreiterung (Umfangszunahme) des Blüthenbodens (torus) gewonnen werden muss: dieser schwillt schon vor und während der Anlage der Blüthenphyllome keulig an, wird nicht selten tellerartig flach und häufig sogar becherförmig ausgehöhlt, derart, dass der Scheitel der Blüthenaxe den tiefsten Punkt der Höhlung einnimmt (vergl. p. 225), während der so gebildete Becher die Carpelle umschliesst (perigynische Blüthen), oder selbst an der Bildung des in diesem Falle unterständigen Fruchtknotens sich betheiligt (vergl. Fig. 358). Für die äusserliche Betrachtung macht sich dieses Verhalten besonders dadurch geltend, dass die einzelnen Blüthentheile gewöhnlich nicht sowohl über einander, als vielmehr in concentrischen Kreisen oder in kaum aufsteigenden Schraubenlinien (Spiralen) angeordnet erscheinen, weshalb gerade hier die Verdeutlichung der Stellungsverhältnisse durch Diagramme in dem p. 192 angegebenen Sinne als die nächstliegende erscheint. — Diese Verkürzung des Blüthenbodens ist offenbar auch die nächste Ursache der zahlreichen Verwachsungen und Verschiebungen, welche nirgends so häufig wie in der Angiospermblüthe angetroffen werden, und da die geringe Längenentwickelung der Blüthenaxe selbst auf einem frühen Erlöschen ihres Spitzenwachsthums beruht, so kann unter Mitwirkung intercalar auftretender Wachsthumszonen sogar die acropetale (centripetale) Entstehungsfolge der Blattgebilde der Blüthe gestört werden [1], obwohl selbst in diesen Fällen die Störung der allgemeinen Gesetzmässigkeit eine unbeträchtliche bleibt. Doch ist die acropetale Entstehungsfolge in den meisten Fällen auch hier streng festgehalten, und nicht selten dauert das Spitzenwachsthum der Blüthenaxe lange genug, um die Blattgebilde in deutlich über einander gestellten Kreisen oder in aufsteigender Schraubenlinie hervortreten zu lassen (Magnolien, Ranunculaceen, Nymphaeaceen). Hin und wieder sind auch innerhalb der Blüthe einzelne Axenglieder stark verlängert, wie bei Lychnis (Fig. 361) zwischen Kelch und Corolle, bei Passiflora zwischen Corolle und Staubblättern, bei den Labiaten zwischen Androeceum und Fruchtknoten.

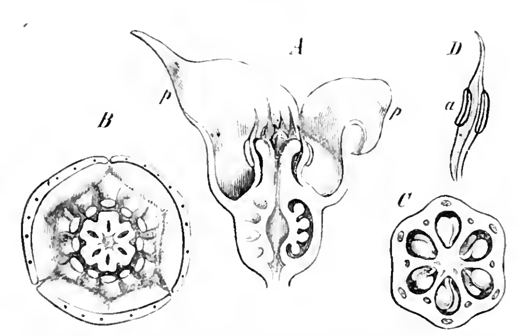



Fig. 358. Asarum canadense: A die Blüthe längs durchschnitten, p das Perigon; B Querschnitt der Blüthe über dem Fruchtknoten. C Querschnitt des sechstheiligen Fruchtknotens; D ein Staubgefäss mit den seitlichen Antherenhälften.

Gleich der Blüthe der Gymnospermen ist auch die der Angiospermen ein metamorphosirter Spross, eine blättertragende Axe: was aber diese Abtheilung besonders auszeichnet, das ist der hohe Grad der Metamorphose des Blüthensprosses, die ganz eigenthümlichen Qualitäten und abweichenden Stellungsverhältnisse der Blattgebilde gegenüber denen der rein vegetativen Sprosse; für die rein sinnliche Betrachtung erscheint daher die Blüthe der Angiospermen eher wie ein ganz eigenartiges Gebilde, das sich als ein Ganzes von dem übrigen Organismus scharf abgliedert. Dazu trägt neben dem eigenthümlichen Verhalten der

1) Die von Hofmeister (allgem. Morphol. § 10) ausgeführten Fälle nicht streng acropetaler Entstehung von Blattgebilden gehören sämmtlich in diese Kategorie.

Blüthenaxe besonders auch die Gegenwart der Blüthenhülle, vor Allem aber der Umstand bei, dass die Blattgebilde der Blüthe mit seltenen Ausnahmen rosettenartig angeordnet sind, auch dann, wenn die Blätter vegetativer Sprosse vereinzelt, entfernt von einander, zweireihig u. s. w. stehen; gewöhnlich ist jede Formation der appendiculären Organe der Blüthe, nämlich die Hülle, die Staubblätter und die Carpelle, durch mehrere Glieder vertreten und diese in concentrische Kreise oder eng gewundene Spiralen geordnet, so dass innerhalb eines oder mehrerer Hüllkreise zunächst ein oder mehre Staubblattkreise und auf diese im Centrum der Blüthe das Gynaeceum folgt; doch kann bald der eine, bald der andere dieser Kreise fehlen, oder einzelne Formationen sind nur durch je ein Glied vertreten, wie bei Hippuris (Fig. 360), wo innerhalb eines kaum entwickelten Perigons nur ein Staubfaden und nur ein Carpell zur Entwickelung kommt; nur selten ist die ganze Blüthe auf nur ein einziges Geschlechtsorgan reducirt, wie die weibliche Blüthe der Piperaceen, die weibliche und männliche mancher Aroideen; viel häufiger ist aber der Fall, dass die von aussen nach innen (von unten nach oben) auf einander folgenden Kreise gleichzählig oder in verschiedenen Multiplen einer Zahl vertreten sind und rosettenartig allseitig von Centrum ausstrahlen, ein Verhalten, das nicht selten durch die später bilaterale Ausbildung und durch Abortus theilweise verdeckt wird.

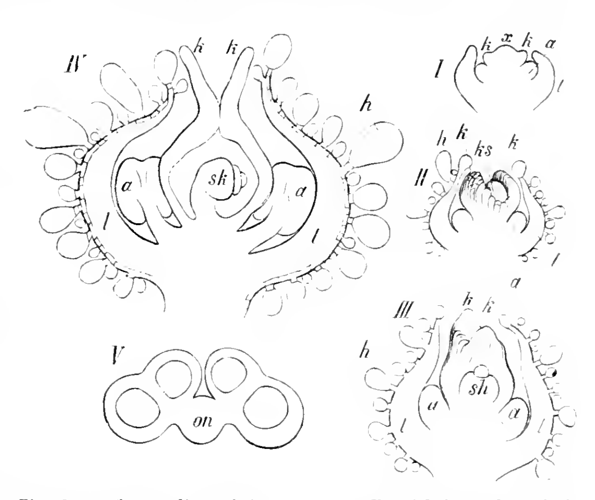



Fig. 359. Chenopodium Quinoa: *I—IV* Entwickelung der Blüthe (Längsschnitt): *l* der Kelch mit Drüsenhaaren *h* besetzt, *a* Antheren, *kk* Carpell, *sk* Samenknospe, *x* Scheitel der Blüthenaxe. *V* Querschnitt einer Anthere mit vier Pollensäcken am Connectiv *on* (stark vergr.).

3) Die Blüthenhülle (Perigon, Perianthium) fehlt nur selten gänzlich, wie bei den Piperaceen und vielen Aroideen; häufiger ist sie einfach, d. h. sie besteht aus nur einem Kreise von zwei, drei, vier, fünf, selten mehr Blättern (wie bei Fig. 357 und 358); in diesem Falle ist das Perianth häufig unscheinbar, aus kleinen grünen Blättchen gebildet, wie bei den Chenopodiaceen und Urticaceen, zuweilen aber auch gross, von zarter Structur und bunt gefärbt (corollinisch), wie bei Aristolochia, Mirabilis u. a. In beiden Angiospermenclassen ist aber die Blüthenhülle gewöhnlich aus zwei gleichzähligen, alternirenden Kreisen zusammengesetzt, deren jeder zwei, drei, vier, fünf, selten mehr Glieder zählt. Die qualitive Ausbildung beider Kreise gestaltet sich bei den meisten Dicotylen und vielen Monocotylen verschieden: der äussere, aus derberen, grünen, meist kleineren Blättern bestehende wird dann Kelch (calyx), der innere von zarter Structur, mit farblosen oder bunten, meist grösseren Blättern Blumenkrone (corolla) genannt; es ist jedoch zweckmässig, wie bereits Payer vorschlug, auch in solchen Fällen, wo beide Hüllkreise von gleicher Structur sind, den inneren als Corolle.

den äusseren als Kelch zu bezeichnen, da man auf diese Art eine kürzere Ausdrucksweise gewinnt[1], und dies um so mehr, als die genannte Structurverschiedenheit häufig gar nicht besteht, insofern entweder beide Kreise kelchartig (Juncaceen) oder beide corollinisch (Lilien) sein können; bei Helleborus, Aconitum u. a. wird sogar der äussere Hüllkreis (Kelch) allein corollinisch, während der innere (die Corolle) in Nectarien umgebildet ist. — Bei manchen Dicotylen besteht die Blüthenhülle nicht aus alternirenden Kreisen, sondern aus einigen oder mehreren, selbst vielen Umläufen einer spiraligen Anordnung von Blättern, deren Zahl dann gewöhnlich eine grosse, aber unbestimmte (indefinirte) ist; die äusseren (unteren) Blätter der spiraligen Anordnung können auch in diesem Fall kelchartig, die inneren allein corollinisch sein (Opuntia), oder sie sind sämmtlich corollinisch (Epiphyllum, Trollius), oder es findet ein allmählicher Uebergang von der kelchartigen, durch die corollinische bis zur staminalen (Staubfaden-) Bildung statt (Nymphaea).

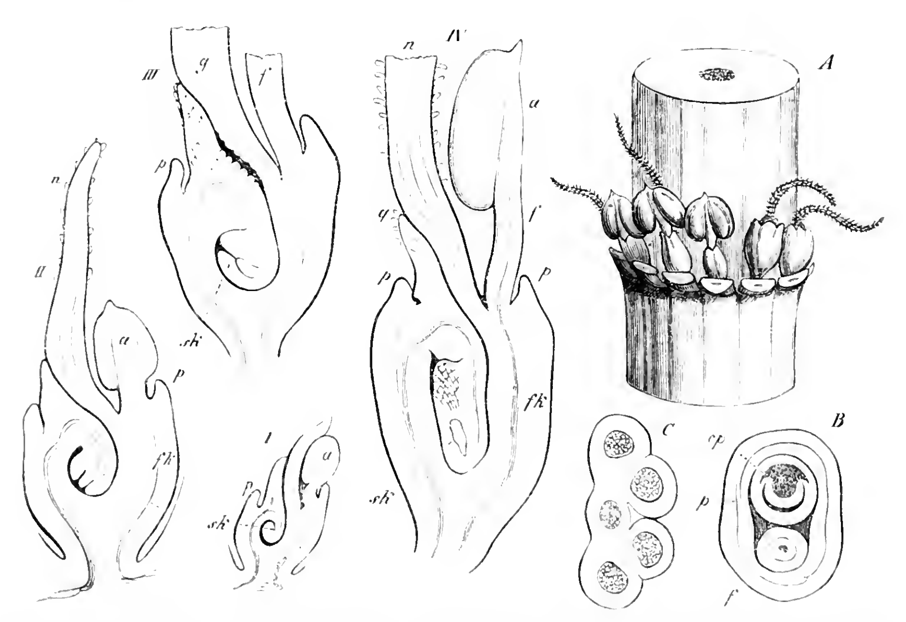



Fig. 360. Hippuris vulgaris: *A* ein Stück des aufrechten Stammes, die Blätter des Quirls sind abgeschnitten, in ihren Axeln stehen die Blüthen; *B* Querschnitt einer Blüthe oberhalb des Fruchtknotens; *C* Querschnitt der Anthere. *I* bis *IV* Längsschnitte durch Blüthen verschiedener Entwickelungsstufen. — *a* Anthere, *f* Filament, *n* Narbe, *g* Griffel (stilus), *p* Perigon, *fk* der unterständige Fruchtknoten, *sk* die hängende und anatrope Samenknospe; *cp* bei *B* das Carpell.

Ausser der gewöhnlichen corollinischen und calycinischen Structur und Form der Hüllblätter kommen aber auch beträchtlichere Abweichungen von der üblichen Blattstructur vor: so besteht z. B. das (nicht vollzählige) Perigon der Gräser aus sehr kleinen, zarten, farblosen, häutigen Schüppchen (lodiculae), das mancher Cyperaceen ist durch haarähnliche Gebilde ersetzt; ebenso ist bei den Compositen häufig, dass an Stelle des Kelches ein Haarkranz die Blumenkrone umgiebt; es

[1] Die Substantive: Kelch und Corolle bezeichnen dann die Stellung der Kreise, die Adjective: kelchartig (calycinisch) und corollinisch die Qualität der Structur.

wurde auch schon erwähnt, dass bei Aconitum, Helleborus u. a. die Blätter der Corolle in eigenthümlich geformte Nectarien sich umwandeln.

Besteht das Perianthium aus einem oder zwei Kreisen, so erscheinen die Blätter eines Kreises oder beider häufig seitlich verwachsen oder verschmolzen; sie bilden einen Napf, Becher, eine Röhre u. dgl., an deren Randzipfeln man gewöhnlich noch die Anzahl der unter sich verwachsenen Kelch- oder Blumenblättter erkennt. Verwachsene Hüllkreise kommen dadurch zu Stande, dass nach Anlage isolirter Blattgebilde am Umfang des Blumenbodens die gemeinsame Insertionszone des letzteren sich als ringförmige Lamelle durch intercalares Wachsthum erhebt und bei weiterer Ausbildung die Structur des betreffenden Blattkreises annimmt. Der verwachsene becher- und röhrenförmige Theil besteht also nicht aus ursprünglich freien Theilen, die erst nachträglich seitlich verschmolzen sind, sondern er wächst sogleich als ein Ganzes hervor, das gewissermaassen an der Basis der Hüllblätter eingeschoben wird; die anfangs freien Blätter sind nach Entstehung des gemeinsamen Basalstückes die Randzipfel desselben. Da man mit dem Ausdruck sepalum ein Kelchblatt, mit petalum ein Blumenblatt bezeichnet, so wird ein aus verwachsenen Blättern bestehender Kelch calyx gamosepalus, eine aus verwachsenen Kronenblättern bestehende Krone corolla gamopetala genannt; sind die Blätter der Hüllkreise nicht verwachsen, sondern frei, so wird dies durch die Ausdrücke eleutherosepal, eleutheropetal bezeichnet (polysepal und polypetal ist verwerflich, da diese Ausdrücke den Gegensatz nicht richtig wiedergeben; noch schlechter sind für die verwachsenblättrigen Kreise die Ausdrücke monosepal und monopetal, weil sie die Thatsache, um die es sich handelt, gar nicht treffen). Ist nur ein Hüllkreis vorhanden, soll bezeichnet werden, dass dieser aus verwachsenen oder freien Blättern besteht, so empfehlen sich die termini: perianthium gamophyllum und eleutherophyllum; doch kommt es auch vor, dass zwei Hüllkreise vorhanden, aber wie ein Kreis verwachsen sind, so dass z. B. zwei alternirende dreigliedrige Kreise in eine sechszipfelige Röhre verschmelzen (Hyacinthus, Muscari u. a.).

Sind die Blätter der äusseren und inneren Hülle frei, nicht verwachsen, und tritt die kelchartige und corollinische Ausbildung scharf ausgeprägt hervor, so lassen sich neben den oben genannten Structurunterschieden gewöhnlich noch gewisse Formverschiedenheiten wahrnehmen: die Kelchblätter haben meist eine breitere Basis, sind ungestielt, gewöhnlich von sehr einfachem Umriss, vorn zugespitzt; die Corollenblätter haben meist schmalere Basis, ihr vorderer Theil ist oft sehr breit und nicht selten tritt eine Gliederung in Stiel (Nagel) und Spreite hervor; nicht selten ist die Spreite getheilt oder sonst wie gegliedert; an der Stelle, wo die Spreite von dem stielartigen Theil abbiegt, treten häufig auf der Innenseite (Oberseite) Ligulargebilde auf, die im Complex einer Blüthe dann als Ganzes unter dem Namen Nebenkrone (coronula) zusammengefasst werden, wie bei Lychnis, Saponaria, Nerium, Hydrophylleen u. a.; ist die Corolle selbst gamopetal, so verwachsen auch die Theile der Coronula wie bei Narcissus, wo sie sehr gross ist.

Die Gesammtform der Blüthenhülle steht zumal dann, wenn sie entschieden corollinische Structur und beträchtliche Grösse besitzt, immer in bestimmter Beziehung zur Bestäubung durch Mithilfe der Insecten, und grosse, schön gefärbte, zarte, riechende Blumen kommen nur da vor, wo die Befruchtung durch jene ver-

mittelt wird; diese Eigenschaften haben die Aufgabe, die Insecten zum Besuch der Blüthen einzuladen: die unendlich mannigfaltige, oft wunderbare Form des Perianthiums aber ist vorwiegend darauf berechnet, den Insecten von bestimmter Grösse und Species bestimmte Körperstellungen und Bewegungen beim Aufsuchen des Nectars aufzunöthigen, wobei die Uebertragung des Pollens von Blüthe zu Blüthe von diesen unwillkürlich ausgeführt wird. Wir kommen auf diese physiologischen Verhältnisse im III. Buch ausführlich zurück. Die multilaterale oder bilaterale Symmetrie der Blüthenhülle steht meist in Verbindung mit der der übrigen Blüthentheile und soll daher unten im Zusammenhang mit diesen behandelt werden.

Ausser der bisher betrachteten Blüthenhülle im engeren Sinne treten nicht selten noch weitere Umhüllungen einzelner Blüthen auf. Bei den Malvaceen und in einigen anderen Fällen erscheint der eigentliche Kelch noch von einem zweiten Kelch (Hüllkelch, calyculus) umgeben, der aber eine morphologisch andere Bedeutung hat: bei Malope trifida z. B. repräsentiren die drei Theile des Calyculus ein subflorales Hochblatt mit seinen beiden Nebenblättern (stipulis), bei Kitaibelia vitifolia dagegen entsteht ein sechstheiliger Calyculus aus zwei solchen subfloralen Blättern mit ihren vier stipulis (Payer). Der Calyculus kann aber auch ein blos scheinbarer sein, indem die ächten Kelchblätter Stipulargebilde erzeugen, wie bei den Rosen und Potentillen. Bei Dianthus, Caryophyllus u. a. entsteht eine Art Calyculus durch zwei decussirte Paare kleiner Hochblätter, die sich unmittelbar unter dem Kelch befinden; bei den terminalen Blüthen der Anemonen steht ein Quirl von Laubblättern nahe unter der Blüthe, der sich bei der verwandten Eranthis hyemalis zu einer Art von Hüllkelch gestaltet. Von besonderem Interesse ist der Hüllkelch der kleinen Dipsaceenblüthen, deren jede innerhalb der dichtgedrängten Inflorescenz noch von einem häutigen Sack, den hier der Calyculus bildet, umgeben ist. — Wenn sich unter der Blüthe, nachdem deren Perianth und Geschlechtstheile angelegt sind, eine zunächst ringwulstförmige Erhebung des Blüthenstiels bildet, die später napfartig oder becherförmig emporwächst und schuppige oder stachelförmige Emergenzen erzeugt, so wird ein derartiges Gebilde als Cupula bezeichnet: eine solche ist der Napf, in welchem die Eichel der Quercusarten sitzt[1]; hier umgiebt die Cupula nur eine Blüthe, bei Castanea und Fagus dagegen umhüllt sie eine kleine Inflorescenz; diese stachelige Cupula springt später von oben her klappig aus einander, um die in ihr gereiften Früchte zu entlassen. — Umgiebt sich ein Inflorescenz mit einem eigenthümlich ausgebildeten Quirl oder einer Rosette von Blättern, so wird sie als Involucrum bezeichnet (Umbelli-

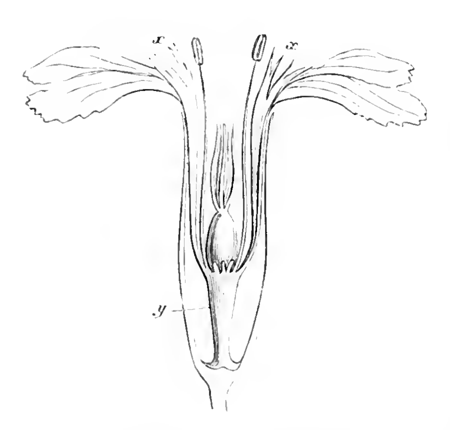


Fig. 361 bis. Längsschnitt der Blüthe von Lychnis flos Jovis; *y* das verlängerte Axenglied zwischen Kelch und Corolle; *x* Ligula der Petala (Nebenkrone).

1) Ueber die Entwickelung derselben vergl. Hofmeister, allgem. Morph. 465.

feren, Compositen u. a.), umhüllt ein einziges scheidenförmiges Blatt einen zu seiner Axe gehörigen Blüthenstand, so ist es eine Spatha. Involucrum wie Spatha können corollinische Structur annehmen, jenes z. B. bei Cornus florida, diese bei vielen Aroideen.

4) Das Androeceum besteht aus der Gesammtheit der männlichen Geschlechtsorgane einer Blüthe; ein einzelnes derselben heisst ein Staubgefäss (stamen); es besteht aus der Anthere und dem meist fadenförmigen, zuweilen blattartig breiten Träger derselben, dem Filament; die Anthere besteht aus zwei Längshälften, welche dem oberen Theil des Filaments rechts und links von dessen Mediane ansitzen: dieser die Antherenhälften tragende Theil des Filaments wird als Connectiv unterschieden.

Die seitliche Stellung der Stamina an der Blüthenaxe (dem Blüthenboden) ist bei allen hermaphroditischen und bei den meisten rein männlichen Blüthen ganz unzweifelhaft; nach dieser seitlichen Stellung, ihrer exogenen Entstehung aus dem Urmeristem nächst dem Vegetationspunct der Blüthenaxe, ihrer acropetalen Entwickelungsfolge und den häufigen Monstrositäten, in denen die Stamina mehr oder minder die Natur von Blumenblättern oder selbst Laubblättern annehmen, müssen sie im morphologischen Sinne als Blattgebilde betrachtet und können zweckmässig als Staubblätter bezeichnet werden, und zwar in dem Sinne, dass das Filament sammt dem Connectiv für ein Blatt zu nehmen ist, an welchem die beiden Antherenhälften als Anhängsel auftreten. Morphologisch ist es dabei gleichgiltig, ob der Träger, das eigentliche Blatt, an Masse überwiegt oder neben der der Anthere weit zurücktritt. — Die in neuerer Zeit von verschiedenen Beobachtern gemachten Angaben, wonach in einzelnen Fällen die Antheren oder die Pollensäcke als unmittelbare Producte der Blüthenaxe selbst auftreten sollen, unterliegen noch manchen Bedenken, die sich theils auf die Genauigkeit der Beobachtung, theils auf die Deutung des richtig Gesehenen beziehen. Nach Magnus[1]) wird bei Najas der Vegetationskegel der männlichen Blüthenaxe durch das Auftreten der Pollenmutterzellen in vier peripherischen Längsstreifen seines Gewebes zu vierfächeriger Anthere; Kaufmann hatte etwas Aehnliches schon vorher für die Anthere von Casuarina beschrieben, und nach Rohrbach[2]) wächst bei Typha der Scheitel der Blüthenaxe entweder selbst zur Anthere aus, oder er verzweigt sich zunächst und bildet dann auf jedem Zweig eine Anthere; nach brieflicher Mittheilung Schenk's ist diese letztere Angabe jedoch thatsächlich unrichtig; nach ihm entwickeln sich die Staubblätter ganz ähnlich wie bei den Compositen am Rand des seicht vertieften Scheitels der Mutteraxe. Ob die Antherenträger der Euphorbien als reducirte Sprosse (Caulome) oder als Staubblätter aufzufassen sind, darüber existirt eine weitläufige Literatur, welche die Frage weder in dem einen noch im anderen Sinn definitiv entscheidet[3]); und wenn nach Warming die einzige Anthere von Cyclanthera am Vegetationsscheitel der Blüthenaxe selbst auftritt, so ist dieser centrale Stamm noch kein Caulom, eben so wenig wie das axelständige Sporangium mancher Lycopodien; die richtige Deutung derartiger Fälle kann eben aus der Entwickelungsgeschichte allein nicht gewonnen werden,

1) Magnus: Bot. Zeitg. 1869, p. 771.

2) Rohrbach in Sitzungsber. der Ges. naturf. Freunde in Berlin. 16. Novbr. 1869.

3) Warming in Hanstein's »botan. Abhandlg.« Bd. II. p. 36 ff.

vielmehr muss hier, wie bei Gelegenheit des vollständigen Abortus einzelner Blüthenglieder die Vergleichung mit nächstverwandten Formen (»die phytogenetische Methode«) zu Rathe gezogen werden; es gilt dies auch betreffs der oben erwähnten Antheren von Najas und Casuarina. — Uebrigens ist auch die morphologische Bedeutung der einzelnen Theile der gewöhnlichen Staubblätter noch nicht ganz sicher gestellt, da es an genaueren entwickelungsgeschichtlichen Studien in dieser Richtung fehlt. Cassini und Röper betrachteten die beiden Antherenhälften als die angeschwollenen Seitenhälften der Lamina des Staubblattes selbst, die Loculamente derselben wären demnach blosse Aushöhlungen im Blattgewebe, die Pollenmutterzellen würden im Innern des jungen Blattgewebes sich differenziren, ähnlich wie die Sporenmutterzellen im fertilen Blattsegment der Ophioglosseen. Dieser Anschauung gemäss würde die Furche zwischen den beiden Pollensäcken einer Antherenhälfte (vergl. Fig. 357 *II*) dem Rande des Staubblattes entsprechen, was indessen nach den Beobachtungen v. Mohl's wenigstens nicht immer der Fall sein dürfte[1]: wenn bei Rosen, Mohn, Nigella damascena u. a. die Staubblätter (bei sogen. Füllung der Blüthe) sich in Blumenblätter umwandeln, so erkennt man mit Bestimmtheit, dass die vorderen und die hinteren Antherenloculamente einander nicht gegenüber stehen, was der Fall sein müsste, wenn jene der Ober-, diese der Unterseite des Staubblattes angehörten, sondern dass sich beide auf der oberen Blattfläche bilden, das vordere Antherenloculament näher an der Mittellinie des Blattes, das hintere näher am Rande desselben; ferner dass die beiden Loculamente eines »Antherenfachs« (Antherenhälfte) nicht immer unmittelbar neben einander stehen, sondern dass sie häufig durch ein ziemlich breites Stück des Blattes von einander getrennt sind, und dass dieses Mittelstück sich zur Scheidewand zwischen den beiden Loculamenten contrahirt. Auf diese Beobachtungen Mohl's ist um so grösseres Gewicht zu legen, als hier die abnorme Ausbildung nur das deutlicher hervortreten lässt, was bei normalen Staubblättern oft genug ein Querschnitt der Anthere und des Connectivs zeigt, dass nämlich die Loculamente einer Antherenhälfte offenbar e i n e r Seite des Staubblattes angehören; es scheint aber, dass sie in manchen Fällen der Unterseite (Fig. 357 *C*, *II*), in anderen der Oberseite (Fig. 360 *c*) zuzuweisen sind. — Die Entstehung der Pollenmutterzellen und die Ausbildung der Wand der einzelnen Pollensäcke erinnert in allen wichtigeren Zügen so lebhaft an die entsprechenden Vorgänge im Sporangium der Lycopodiaceen und selbst der Equiseten, dass man, bis genauere Beobachtungen etwas Anderes zu Tage fördern, annehmen darf, dass jeder Pollensack (d. h. jedes Loculament mit seiner Wandung) einem Sporangium und somit auch einem einzelnen Pollensack der Cycadeen und Cupressineen entspricht, dass also die Anthere aus gewöhnlich vier neben einander, auf der Hinter- oder Vorderseite eines Staubblattes entspringenden Pollensäcken besteht, die paarweise rechts und links am Connectiv so dicht beisammen liegen, dass sie mehr oder minder seitlich verschmelzend eine Antherenhälfte darstellen. — Bevor wir indessen zur Betrachtung der Pollensäcke und ihres Inhalts übergehen, kehren wir noch einmal zur Betrachtung des ganzen Staubblatts und des Androeceums zurück.

Der Träger der Anthere (Filament sammt Connectiv) ist entweder ungeglie-

1) H. v. Mohl: vermischte Schriften p. 42.

dert (einfach) oder gegliedert; der einfache Träger kann fadenförmig (Fig. 359), oder verbreitert, blattähnlich (Fig. 358), zuweilen sogar sehr breit (wie bei den Asclepiadeen und Apocyneen) sein; oder er ist unten (Fig. 363 *f*) oder oben angeschwollen; gewöhnlich hört er zwischen den beiden Antherenhälften auf, nicht selten aber verlängert er sich oberhalb (Fig. 358 *D*) als Spitze oder in Form eines langen Fortsatzes, wie beim Oleander. Ist der obere Theil des Trägers, das Connectiv, breit, so sind die beiden Antherenhälften deutlich getrennt (Fig. 358, 362), ist er schmal, so liegen sie dicht neben einander. — Die Gliederung des Trägers erfolgt sehr häufig so, dass das Connectiv von dem Filament durch eine tiefe Einschnürung scharf abgesetzt erscheint; die Verbindung beider ist dann durch ein so dünnes Stück vermittelt, das die Anthere sammt dem sie zusammenhaltenden Connectiv (als Ganzes) auf dem Filament schwankend, drehbar ist (anthera versatilis); dabei kann der Verbindungspunkt am unteren Ende des Connectivs, in der Mitte desselben (Fig. 363) oder oben liegen; zuweilen gewinnt das abgegliederte Connectiv eine beträchtliche Grösse, es bildet Fortsätze ausserhalb der Anthere (Fig. 364 *A*, *x*), oder es entwickelt sich zwischen den beiden Antherenhälften als Querbalken, so dass Filament und Connectiv ein T bilden, wie bei der

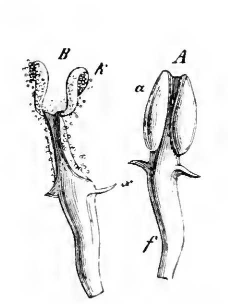



Fig. 362. Staubblatt von Mahonia Aquifolium; *B* mit geöffneter Anthere.

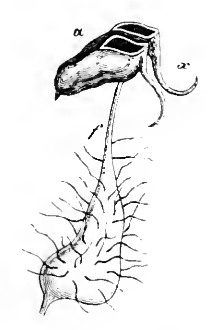



Fig. 363. Staubblatt von Arbutus hybrida, Anthere geöffnet; *x* Anhängsel.

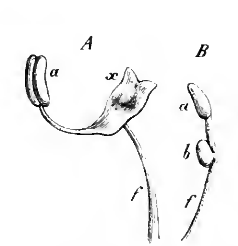



Fig. 364. Staubblätter von Centradenia rosea; *A* ein grösseres fertiles, *B* ein kleineres steriles derselben Blüthe.

Linde, in viel höherem Grade bei Salvia, wo das quergestreckte Connectiv nur an dem einen Arm eine Antherenhälfte trägt, während der andere steril und für andere Zwecke bestimmt ist. — Von der Verbindung des Connectivs mit den beiden Antherenhälften hängt es ab, ob diese parallel neben einander liegen, dann sind sie dem Connectiv gewöhnlich in ihrer ganzen Länge angewachsen, oder ob die beiden Hälften nur unten zusammenhängen, oben getrennt sind, oder ob sie umgekehrt unten getrennt (frei), oben aber verwachsen sind, in welchem Falle sie sich so aus einander schlagen können, dass beide Hälften über der Spitze des Filaments in eine Flucht zu liegen kommen wie bei vielen Labiaten. — Das Filament hat nicht selten Anhängsel, so z. B. rechts und links unten häutige Ausbreitungen oder Anhängsel, welche Nebenblättern gleichen (Allium), oder einen kapuzenförmigen Auswuchs auf der Hinterseite, wie bei den Asclepiadeen, oder Ligulargebilde auf der Vorderseite, wie bei Alyssum montanum, oder hakenartige Fortsätze an einer Seite unter der Anthere, wie bei Crambe, oder an beiden, wie bei Fig. 362 *x*.

Eine Erscheinung von grösster Wichtigkeit für das morphologische Verständniss der Blüthen ist die bei vielen Dicotylen vorkommende Verzweigung der

Staubblätter, die von den älteren Botanikern irrthümlicherweise mit der Verwachsung derselben vielfach verwechselt wurde, obgleich beide grundverschieden

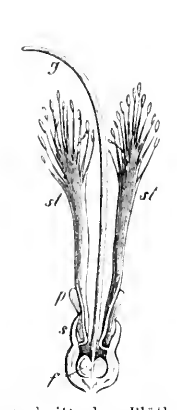



Fig. 365. Längsschnitt der Blüthe von Calothamnus, einer Myrtacee: *f* der Fruchtknoten, *s* der Kelch, *p* Petala, *g* der Griffel, *st* verzweigte Staubblätter.




Fig. 366. Theile einer längs durchschnittenen männlichen Blüthe von Ricinus communis; *ff* die Fussstücke der vielfach verzweigten Staubblätter, *a* deren Antheren.

sind. — Zuweilen erfolgt die Verzweigung der Staubblätter ähnlich wie bei den Laubblättern bilateral in einer Ebene, rechts und links von der Mediane, so dass das verzweigte Stamen gefiedert erscheint, wie bei Calothamnus (Fig. 365 *st*), wo jede Fieder eine Anthere trägt; zuweilen aber erfolgt die Verzweigung nach Art einer Polytomie wie bei Ricinus (Fig. 366), wo die einzelnen Staubfäden in Form einfacher Protuberanzen aus dem Blüthenboden heraustreten, worauf jede wiederholt neue Protuberanzen erzeugt, die endlich durch intercalares Wachsthum sich zu einem vielfach und wiederholt verzweigten Filament entwickeln, dessen freie Zweigenden sämmtlich Antheren tragen. — Bei den Hypericineen treten nach Anlage der Blumenkrone drei oder fünf mächtige, breite Protuberanzen aus dem Umfang der Blüthenaxe hervor (Fig. 367 *II*—*V*, *a*), deren jede nach und nach von ihrem Scheitel nach der Basis hin kleinere, rundliche Höcker entwickelt;

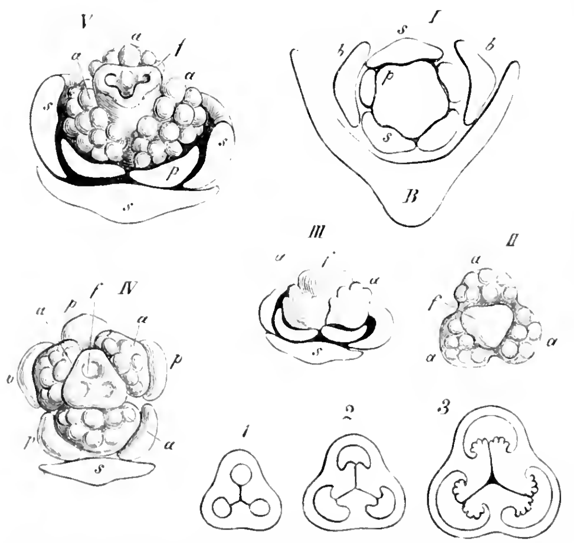
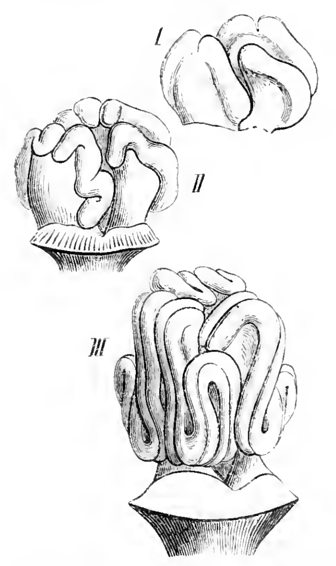



Fig. 367. Entwickelung der Blüthe von Hypericum perforatum. *I* junge Blüthenknospe in der Axel ihres Deckblattes *B*, mit ihren beiden Vorblättern *b b*; *s* die Kelchblätter, *p* erste Andeutung von Petala. *II* Mittlerer Theil einer etwas älteren Knospe, *f* Anlage des Fruchtknotens, *a a a* die drei Stamina mit ihren als Protuberanzen auftretenden Zweiganlagen; *III* eine Blüthenknospe von fast gleichem Alter wie *II*, aber von der Seite gesehen; *s* ein Kelchblatt, *a a* die Stamina, *f* der Fruchtknoten. *IV* und *V* weiter vorgerückte Blüthenknospen, die Buchstaben von derselben Bedeutung wie bei *I*, *II*, *III*. — 1, 2, 3 Fruchtknoten in verschiedenen Entwickelungszuständen quer durchschnitten.

diese letzteren sind die Filamente, deren jedes eine Anthere trägt, und die an der Basis in der primordialen Protuberanz, deren Zweige sie sind, zusammenhängen. Ein Querschnitt durch die Blüthenknospe vor dem Aufblühen (Anthese) zeigt, zumal bei Hypericum calycinum, die zahlreichen zu einem Primordium gehörigen Filamente in ein Bündel dicht zusammengedrängt. In diesem und vielen ähnlichen Fällen bleibt das gemeinsame primordiale Fussstück des Staubblattes sehr kurz, die Zweigfilamente aber verlängern sich stark und erscheinen später wie ein aus dem Blumenboden entspringender Büschel, dessen wahre Natur nur durch die Entwickelungsgeschichte erkannt wird; verlängert sich dagegen der primordiale Basaltheil wie bei Calothamnus und Ricinus, so ist das ganze Staubblatt auch im fertigen Zustand leicht als ein verzweigtes zu erkennen.

Nicht minder wichtig für die Erkennung des gesammten Bauplans einer Blüthe und besonders der wirklich vorhandenen Zahlen- und Stellungsverhältnisse ist die Verwachsung der neben einander in einem Kreise stehenden Staubgefässe; bei Cucurbita z. B. sind der Anlage nach fünf solche vorhanden, man findet aber später nur drei, von denen jedoch zwei breiter sind als das dritte; sie sind durch seitliche Verschmelzung je zweier Staubblätter entstanden; die Filamente legen sich hier zu einer centralen Säule zusammen, an welcher (wie Fig 368 *III* zeigt) die Pollensäcke, stärker als jene in die Länge wachsend, darmartige Windungen beschreiben.



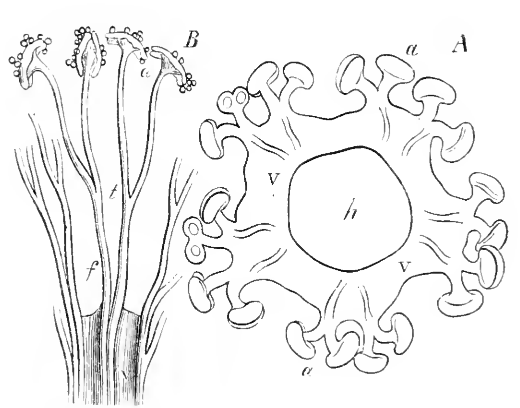




Fig. 369. Althaea rosea: *A* Querschnitt durch das junge Androeceum; *B* ein Stück der Röhre eines reifen Androeceums mit einigen Staubfäden: *h* Hohlraum der Röhre, *v* Substanz der Röhre, *a* die Antheren; *t* die Stelle, wo das Filament sich theilt, *f* die Stelle, wo zwei Filamente aus der Röhre entspringen. (*A* ist viel stärker vergr. als *B*).

Fig. 368. Cucurbita Pepo, Entwickelung des Androeceums nach Payer: in allen drei Figuren steht das einfache Staubblatt rechts, hinten und links je ein paariges, aus zweien verwachsenes Staubgefäss. Die Antheren wachsen stark in die Länge und machen krause Windungen.

Verwickelter und schwerer verständlich werden die Verhältnisse, wenn gleichzeitig Verwachsung und Verzweigung der Staubblätter eintritt, wie bei den Malvaceen. Bei Althaea rosea z. B. bildet das Androeceum eine häutige rings geschlossene Röhre, welche das Gynaeceum vollständig einhüllt; auf der Aussenseite dieser Röhre stehen fünf senkrechte unter sich parallele Doppelreihen von

langen Filamenten, deren jedes (vergl. Fig. 369 *B*) sich selbst wieder in zwei Schenkel spaltet (*t*): jeder derselben trägt eine Antherenhälfte. Die Entwickelungsgeschichte und die Vergleichung mit verwandten Formen zeigt nun, dass die erwähnte Röhre aus fünf Staubblättern durch seitliche Verschmelzung entsteht: die mit einander verschmelzenden Ränder aber erzeugen Doppelreihen von seitlichen Auszweigungen, nämlich von Filamenten, die sich dann selbst wieder zweischenkelig spalten; der Querschnitt der jungen Androeceumröhre bei Fig. 369 *A* zeigt diese Doppelreihen gespaltener Filamente deutlich; der zwischen zwei solchen liegende Theil *v* ist als der Körper eines Staubblattes zu betrachten, dessen Ränder rechts und links je eine einfache Reihe von Filamenten als Lacinien oder Auszweigungen tragen[1]; bei Tilia, wo die fünf primordialen Staubblätter sich ebenfalls an den Rändern verzweigen und an den Auszweigungen die Antheren bilden, bleiben die Staubblätter unter sich frei, im Uebrigen sind die Verhältnisse aber ganz ähnlich (vergl. Payer l. c.).

Die Staubgefässe erleiden durch intercalares Wachsthum des Gewebes des Blüthenbodens in der Gegend ihrer Insertion nicht selten auffallende Verschie-

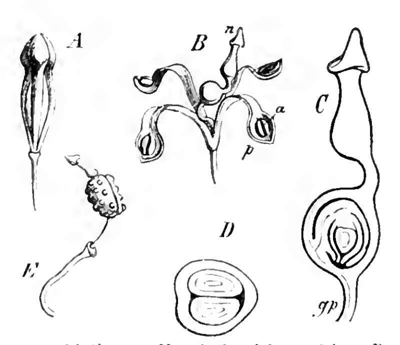



Fig. 370. Blüthe von Manglesia glabrata (einer Proteacee): *A* vor dem Aufblühen; *B* entfaltet, *C* das Gynaeceum, *gp* Gynophorum, *D* Querschnitt des Fruchtknotens, *E* reifende Frucht auf ihrem Stiel.

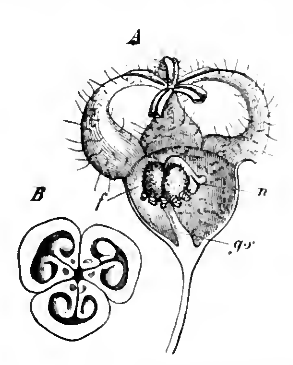



Fig. 371. Blüthe von Sterculia Balanghas: *gs* das Gynophorum, *f* Fruchtknoten, *n* Narbe; *B* der Querschnitt des Fruchtknotens.

bungen, die ebenfalls gewöhnlich als Verwachsungen bezeichnet werden. Auf diese Art verwachsen sie häufig mit dem Perianthium oder der Corolle; im fertigen Zustand scheinen dann die Filamente aus der Innenfläche der Hüllblätter zu entspringen; die frühesten Entwickelungszustände zeigen jedoch, dass die Hüllblätter und Staubgefässe nach einander und gesondert aus dem Blüthenboden hervortreten; erst später beginnt dann ein intercalares Wachsthum an derjenigen Stelle des Blüthenbodens, aus welcher beide entspringen; so wächst nun eine Lamelle hervor, welche in ihrer Structur als das Basalstück des betreffenden Hüllblattes sich darstellt, und welche zugleich das Staubblatt trägt, so dass es aussieht, als ob dieses aus der Mitte der Innenfläche desselben entspringe, wie in Fig. 370 *B*, wo *p* ein Perigonblatt, *a* eine an diesem sitzende Anthere ist; beide standen anfangs getrennt über einander an dem jungen Blüthenboden, das unterhalb *a*

1) Das Fremdartige dieser Auffassung wird schwinden, wenn man sich das Verhalten eines Fruchtknotens mit klappig verwachsenen Carpellen vorstellt, wo die Samenknospen in Doppelreihen an den Verwachsungsrändern (Placenten) entstehen; was hier nach innen, bezüglich der Samenknospen, geschieht dort nach aussen bei der Bildung der Filamente.

und *p* liegende Blattstück ist erst viel später durch intercalares Wachsthum entstanden und hat gleichzeitig das eigentliche Perigonblatt *p* und das Staubgefäss *a* emporgehoben. Besonders häufig ist diese Art der Verwachsung in solchen Blüthen, deren Corollentheile auch unter sich seitlich zu einer Röhre verwachsen sind (Compositen, Labiaten, Valerianeen u. s. w.). — Andrerseits können die Staubblätter aber auch mit dem Gynaeceum in verschiedener Weise »verwachsen«; bei Sterculia Balanghas (Fig. 371 *A*) ist das Verhältniss nur ein scheinbares, es beruht hier einfach darauf, dass die kleinen dicht unter dem Fruchtknoten sitzenden Staubgefässe sammt diesem durch Streckung eines Theils des Blüthenbodens mit emporgehoben werden; ihrer Kleinheit wegen erscheinen sie als blosse Anhängsel des grossen Fruchtknotens; der beiderlei Organe tragende Theil, das Gynophorum, ist hier also ein Internodium der Blüthenaxe. Viel complicirter gestaltet sich die Bildung des ächten Gynostemiums, welches oberhalb eines unterständigen Fruchtknotens sich bildet, wie bei den Aristolochien und noch mehr bei den Orchideen, wo diese Verwachsungen und Verschiebungen der Blüthentheile noch mit Abortus gewisser Glieder verbunden sind; da diese Verhältnisse im Anhang noch erläutert werden, so mag hier die Betrachtung der Fig. 372 genügen, welche die Blüthe von Cypripedium nach Wegnahme des Perigons *pp* von der Seite (*A*), von hinten (*B*) und von vorn (*C*) zeigt; *f* ist der unterständige Fruchtknoten, *gs* das Gynostemium, diese entstanden durch Verwachsung dreier Staubgefässe, von denen zwei (*a a*) fertil sind, das dritte (*s*) aber ein steriles Staminodium darstellt mit dem Carpell, dessen vorderer Theil die Narbe *n* trägt. Hier besteht das Gynostemium ganz aus verwachsenen Blattgebilden, aus den Basalstücken der Staubblätter und Fruchtblätter, die beide am oberen Rande des ausgehöhlten Blüthenbodens, der den unterständigen Fruchtknoten (*b*) bildet, entspringen (vergl. unten die Entwickelung und Deutung der Orchideenblüthe).

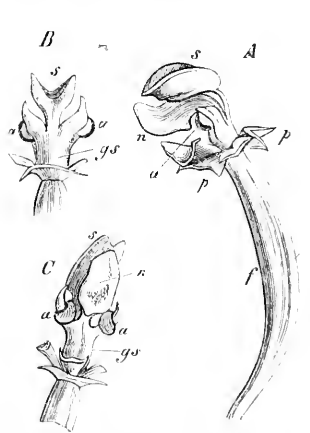


Fig. 372. Blüthe von Cypripedium Calceolus, nach Wegnahme des Perigons *pp* (s. den Text).

Die Grösse und Form der Staubgefässe ist nicht selten innerhalb einer und derselben Blüthe verschieden; so sind z. B. bei den Cruciferen zwei kürzere und vier längere, bei den Labiaten zwei kürzere und zwei längere Staubfäden vorhanden; die Androecien werden in diesen Fällen als tetradynamisch und didynamisch bezeichnet; bei Centradenia sind sie, wie Fig. 364 *A* und *B* zeigt, nicht nur verschieden gross, sondern auch verschieden gegliedert. — Gestützt auf die Entwickelungsgeschichte und die Vergleichung der Stellungs- und Zahlenverhältnisse verwandter Blüthen ist man aber sogar berechtigt, auch von Staubblättern ohne Anthere zu reden, denen also das physiologisch charakteristische Merkmal fehlt: so finden sich bei Geranium zwei Kreise fertiler Staubgefässe, bei dem nahe verwandten Erodium sind aber die des einen Kreises ohne Antheren; gewöhnlich erleiden solche sterile Laubblätter oder Staminodien weitere Metamorphosen, wodurch sie den fertilen unähnlich, nicht selten corollinisch werden, wie die innersten Staubblätter bei Aquilegia, oder sie nehmen ganz besondere Formen an,

wie bei Cypripedium Fig. 372 *s*; bei manchen Gesneraceen tritt an Stelle des einen, hinteren Staubgefässes ein drüsenartiges Gebilde, ein Nectarium auf (vgl. die Abbildung von Columnea weiter unten). Derartige Metamorphosen können als erste Schritte zur Herstellung des Abortus gelten, der dahin führt, dass endlich an der Stelle, wo ein Staubgefäss erscheinen sollte, ein leerer Platz in der Blüthe übrig bleibt, wie bei den mit den Gesneraceen nahe verwandten Labiaten, wo an der Stelle jenes Staminodiums überhaupt keinerlei Neubildung mehr stattfindet; statt der fünf Staubblätter, auf welche der Bauplan der Blüthe hinweist, sind also nur vier vorhanden, selbst die erste Anlage des fünften (hinteren) unterbleibt ganz, wie Fig. 373 zeigt. Derartige Vorkommnisse rechtfertigen durchaus die Annahme des Abortus auch in solchen Fällen, wo das fehlende Organ nicht erst während der Entwickelung schwindet, sondern von vorn herein ausbleibt, wenn nur die Vergleichung mit den Zahlen- und Stellungsverhältnissen nahe verwandter Pflanzen die Annahme, dass hier etwas ausfällt, rechtfertigt; ihre sichere Basis gewinnt die Annahme eines derartigen Abortus aber erst durch die Descendenztheorie.

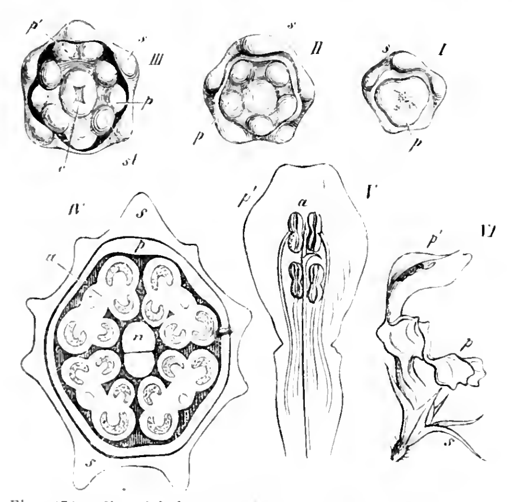



Fig. 373. Entwickelungszustände der Blüthe von Lamium album. *I*, *II*, *III* von oben gesehen, sehr junge Knospen: *I* nach Anlage der Sepala *s*, *II* nach der der Petala *p*, *III* nach Anlage der Stamina *st* und der Carpelle *c*; *IV* Querschnitt einer älteren Knospe: *s* die Röhre des gamosepalen Kelches, *p* der gamopetalen Corolle, *a* Antheren, *n* Narben; *V* Oberlippe der Corolle mit den epipetalen Staubgefässen, *VI* ganze fertige Blüthe von der Seite.

Die Zahl der Staubgefässe in einer Blüthe beschränkt sich nur selten auf eines oder zwei, gewöhnlich sind sie gleich den Hüllblättern in grösserer Zahl vorhanden und dann rosettenformig, entweder in spiraliger Stellung oder in Quirlen angeordnet. Sind die Hüllblätter spiralig gestellt, so sind es auch gewöhnlich die Staubblätter und ihre Zahl pflegt dann eine sehr beträchtliche und unbestimmte zu sein, wie bei Nymphaea, Magnolia, Ranunculus, Helleborus, sie kann aber auch in diesem Falle definirt und gering sein.

Viel häufiger sind aber die Staubblätter in einen oder mehrere Quirle geordnet, die dann meist unter sich und mit- denen der Hülle gleichzählig sind und alterniren, doch kommen zahlreiche Abweichungen von dieser Regel vor, nicht selten veranlasst durch Abortus einzelner Glieder oder ganzer Quirle, aber auch durch Vermehrung derselben oder durch Superposition consecutiver Quirle; nicht selten treten an Stelle eines einzelnen dicht neben einander zwei oder selbst mehr Staubgefässe auf (Dédoublement); Verhältnisse, die nicht selten schwierig zu ermitteln, für die Bestimmung der natürlichen Verwandtschaft aber von grossem Werth sind und unten noch näher beleuchtet werden sollen.

5) Entwickelung des Pollens und der Antherenwand[1]). Die

1) Nägeli: zur Entwickelungsgesch. des Pollens. Zürich 1842, und Hofmeister: neue Beiträge zur Kenntniss der Embryobildung der Phanerogamen. II. Monocotyledonen. — War-

hier zunächst folgende Darstellung trifft einstweilen nur die gewöhnlichen Fälle, wo der Pollen in vier Antherenfächern (Loculamenten) entsteht und vereinzelte Körner bildet, welche aus der sich öffnenden Anthere ausfallen: einige der wichtigeren Ausnahmen werden weiter unten noch erwähnt.

Unmittelbar nach dem ersten Sichtbarwerden der Hüllblätter oder des innersten Kreises derselben als rundliche Protuberanzen am Umfang des Blüthenbodens treten die Anlagen der Staubblätter in ähnlicher Form hervor, gewinnen aber meist einen beträchtlichen Vorsprung im Wachsthum vor der Corolle, die nicht selten längere Zeit in einem sehr rudimentären Zustand verweilt. Sehr bald zeigt der aus homogenem Urmeristem bestehende Körper die Umrisse der beiden durch das Connectiv verbundenen Antherenhälften, das Filament ist dann noch sehr kurz, es wächst auch später noch langsam, um endlich vor dem Aufblühen durch Streckung der Zellen sich rasch zu verlängern. Wenn an der jungen Anthere äusserlich die den vier späteren Pollensäcken entsprechenden Wülste bemerklich zu werden beginnen, so wird auch in jedem dieser letzteren die Differenzirung der Pollenmutterzellen aus dem bisher gleichförmigen Gewebe eingeleitet. Die junge Anthere besteht nämlich aus einem kleinzelligen Urmeristem, aus welchem sich, die Mitte des Connectivs durchziehend, gewöhnlich ein Fibrovasalstrang ausscheidet, während die äusserste peripherische Schicht das Dermatogen oder die junge Epidermis darstellt. Nach Warming's ausführlichen Untersuchungen ist es gewöhnlich nur die unmittelbar unter der Epidermis liegende Gewebeschicht (die äusserste Periblemlage), welche sowohl den Urmutterzellen des Pollens, wie auch den dieselbe nach aussen umgebenden Wandschichten jedes Pollensackes den Ursprung giebt. Innerhalb eines jeden der vier Längswülste nämlich spaltet sich diese unter der Epidermis liegende Schicht in zwei Schichten, deren innerste die Pollenmutterzellen erzeugt. Diese Urmutterzellen des Pollens zeichnen sich sehr bald durch beträchtlichere Grösse vor denen des umgebenden Gewebes aus und gewöhnlich bilden sie, auf dem Querschnitt der Anthere gesehen, innerhalb der vier Wülste je ein mehrzelliges nach innen concaves Band; doch kommt es auch vor, dass der Querschnitt innerhalb jedes Wulstes nur eine Urmutterzelle zeigt, dass also in Wirklichkeit nur eine Längsreihe von Urmutterzellen in jedem Wulst verläuft (Compositen, Malvaceen); noch seltener ist es, dass nur einzelne Urmutterzellen sich bilden (wie bei den Mimoseen). — Die Pollenurmutterzellen theilen sich meist nur sehr sparsam, bis es zur Tetradenbildung kommt; die Zahl der Mutterzellen ist daher meist nicht viel grösser, als die der Urmutterzellen. Doch kann die ursprüngliche, einfache Schicht oder Reihe von Urmutterzellen auch durch Theilungen nach allen Richtungen eine mehrschichtige oder cylindrische Masse von Mutterzellen ergeben. — Diejenige Zellschicht, welche wie oben erwähnt, durch Längsspaltung der auch die Urmutterzellen erzeugenden Schicht, zwischen letzterer und der Epidermis gebildet wurde, zerfällt nach Warming in meist drei Schichten, in welchen radiale, horizontale und tangentiale Theilungen wechseln. Die innerste dieser drei Schichten (Fig. 374 *A ep*, Fig. 377 *B n*), welche durch eine entsprechende Schicht auf der Innenseite der Mutterzellgruppe ergänzt wird, bildet sich zu einem eigenthümlichen Epithelium aus, welches die

---

ming: Unters. über pollenbildende Phyllome u. Caulome in Hanstein's bot. Abhandl. Bd. II. 1873.

Gruppe der Pollenmutterzellen allseitig umschliesst, den Raum des Pollensackes gewissermaassen austapezirt und sich ähnlich verhält, wie die Mantelschicht im Sporangium der Gefässkryptogamen; gleich dieser wird auch diese »Tapete« (Warming's) endlich ganz aufgelöst, während die Pollenbildung fortschreitet. Dasselbe Schicksal trifft die nächst äussere Zellschicht, ohne dass diese vorher jenes drüsige

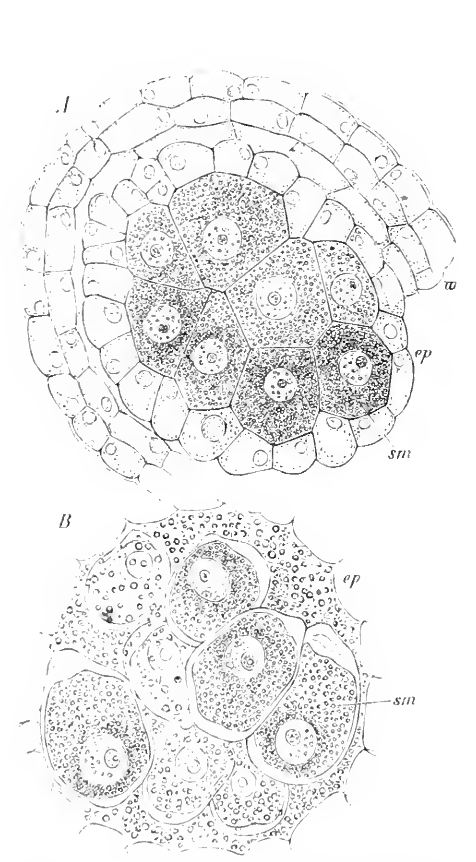



Fig. 374. Funkia cordata: A Querschnitt durch einen jungen Pollensack vor der Isolirung der Mutterzellen *sm*; *ep* das Epithel, welches das Loculament auskleidet; *w* Wandung des Pollensackes. — *B* das Loculament des Pollensackes nach Isolirung der Mutterzellen *sm*; *ep* Andeutung des Epithels (500). Die weitere Entwickelung der Pollenmutterzellen und des Pollens vergl. Fig. 375 und 376.

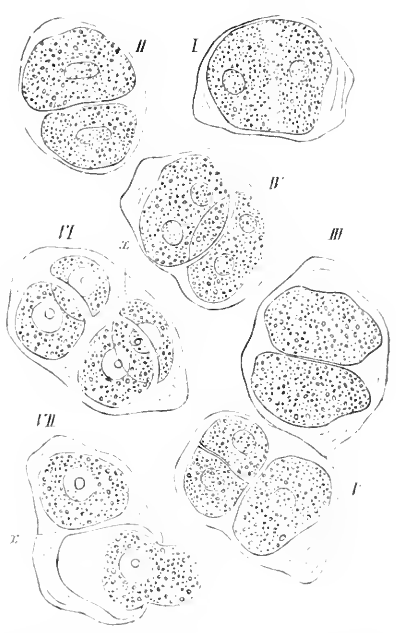



Fig. 375. Funkia ovata. Pollenbildung, nach 550-mal. Vergr. (S. d. Text.) Bei *VII* ist die eine Tochterzellhaut durch Einsaugung von Wasser geplatzt, der Protoplasmakörper derselben drängt sich durch den Riss heraus und bleibt vor diesem, sphärisch abgerundet, liegen.

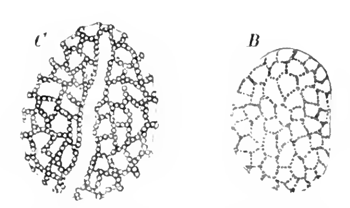



Fig. 376. *B* eine junge Pollenzelle von Funkia ovata; die nach aussen vorspringenden knopfartigen Verdickungen sind noch klein, bei der älteren Pollenzelle *C* grösser; sie sind nach netzartig verbundenen Linien angeordnet.

Ansehen gewinnt; die äusserste der drei genannten Schichten, welche also unmittelbar unter der Epidermis des Antherenfaches liegt, bildet die Schicht »fibröser« Zellen, welche das Aufspringen der Antheren bewirken (Fig. 382 *G* $\beta$) und auf die wir unten noch zurückkommen. — Die anfangs dünnwandigen grossen Sporenmutterzellen (*sm* Fig. 374 *A*) verdicken ihre Wandungen sehr beträchtlich

und gewöhnlich ungleichmässig (Fig. 375, 378 *A*), die Verdickungsmasse ist meist deutlich geschichtet. Bei vielen Monocotyledonen trennen sich nun die Mutterzellen vollständig, das Loculament erweitert sich, und jene schwimmen einzeln oder in Gruppen zusammenhängend in einer den Hohlraum erfüllenden körnigen Flüssigkeit, wie Fig. 374 *B* zeigt, ein Verhalten, welches lebhaft an die Sporenbildung der Gefässkryptogamen erinnert. In anderen Fällen jedoch, z. B. bei vielen Dicotyledonen (Tropaeolum, Althaea u. a.) isoliren sich die sehr dickwandigen Mutterzellen nicht, sie erfüllen das Loculament vollständig, können aber gewöhnlich nach Zerreissung der Antherenwand in Wasser aus einander fallen.

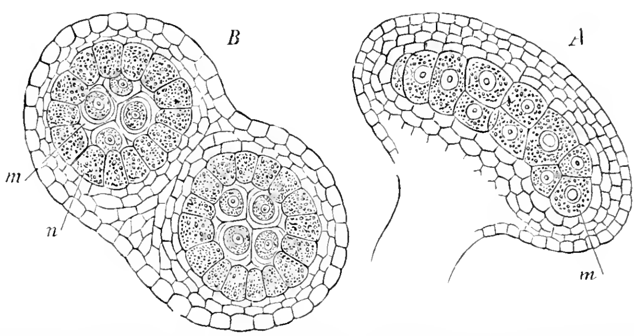



Fig. 377. Althaea rosea: *A* Pollensack von der Seite gesehen, *B* Querschnitt einer Antherenhälfte, die beiden Pollensäcke zeigend; *m* die Pollenmutterzellen, in *A* noch gewebeartig verbunden, in *B* schon in je vier Pollenzellen getheilt; *n* das Epithel des Loculaments. (Jede Antherenhälfte aus zwei Pollensäcken bestehend, wird hier von einem langen Ast des Filaments getragen).

— Mit der Zellhautverdickung ist eine Abrundung des Protoplasmakörpers verbunden, dessen centraler grosser Zellkern sich auflöst, wenn die Vorbereitung zur Bildung der Pollenzellen eingeleitet wird. Statt des verschwundenen (aufgelösten) treten nun entweder zunächst zwei neue Kerne auf, denen sofort eine simultane Zweitheilung folgt (wie in Fig. 375 *I*, *II*), oder sie lösen sich wieder auf, und an ihrer Stelle treten vier Kerne auf, die dann die simultane Viertheilung einleiten, Fälle, die zumal unter den Monocotylen bei den Liliaceen beobachtet werden, — oder aber, und zumal bei den Dicotylen, es entstehen sofort nach Auflösung des Mutterzellkerns simultan vier neue Kerne, die sich in Puncte einer Fläche oder nach den Ecken eines Tetraëders lagern, worauf sich der Protoplasmakörper vierlappig einschnürt, so dass je ein Kern das Centrum eines der Lappen bildet; während dieser Einschnürung wächst die dicke Mutterzellhaut von aussen nach innen der Einfaltung des Protoplasmakörpers folgend nach, bis endlich die vier während der succedanen Theilung sich rundenden Protoplasmaklumpen ganz getrennt in vier Höhlungen der Mutterzellhaut liegen (Fig. 378 *A* bis *E*); um jede Theilzelle der Tetrade differenzirt sich die Hautmasse in concentrische Schichtensysteme (die sogen. Specialmutterzellen), die von gemeinsamen, die ganze Tetrade umlaufenden Schichten umhüllt werden (Fig. 378 *E*, 379); liegen die Tetraden einige Zeit in Wasser, so platzen häufig die Schichtencomplexe, die Protoplasmakörper der jungen Pollenzellen werden durch den Riss hinausgestossen und runden sich sphärisch ab (Fig. 375 *VII* und Fig. 378 *F*, *G*). Bald nach der Umbildung der Pollenmutterzelle zu einer Tetrade umkleidet sich jeder Protoplasmakörper mit einer neuen anfangs sehr dünnen Zellhaut, welche mit der inner-

sten Schicht des Complexes nicht zusammenhängt, wie ihre Ablösung durch Contraction in Alkohol deutlich zeigt; dies ist die eigentliche Pollenzellhaut, die sich nun rasch verdickt, sich in eine äussere cuticularisirte und eine innere reine Zellstoffschale, die Exine und Intine, differenzirt; jene bedeckt sich auf ihrer Aussenseite mit Stacheln (Fig. 379 *ph*), Warzen (Fig. 376), Leisten, Kämmen u. s. w.; während diese oft an bestimmten Stellen beträchtliche nach innen vorspringende Verdickungen bildet (Fig. 379 *v*), die später bei der Bildung des Pollenschlauchs sich betheiligen. Während dieser Vorgänge lösen sich nun die Schichtencomplexe der Tetrade langsam auf, indem ihre Substanz verschleimt und ihre Form endlich verschwindet; es kann ihre Desorganisation im Inneren der Mutterzellhaut (wie bei Fig. 375 *VII*, *x*) oder aussen an derselben (Fig. 379 *sg*) beginnen. Durch die Auflösung des Gehäuses, in welchem die jungen Pollenzellen bisher eingeschlossen waren, werden sie nun frei, sie fallen aus einander und schwimmen in der das Antherenfach ausfüllenden körnigen Flüssigkeit, innerhalb welcher sie ihre definitive Ausbildung und Grösse erlangen, wobei die erwähnte Flüssigkeit verbraucht wird, so dass schliesslich die reifen Pollenkörner als staubartige Masse den Raum des Antherenfaches erfüllen.

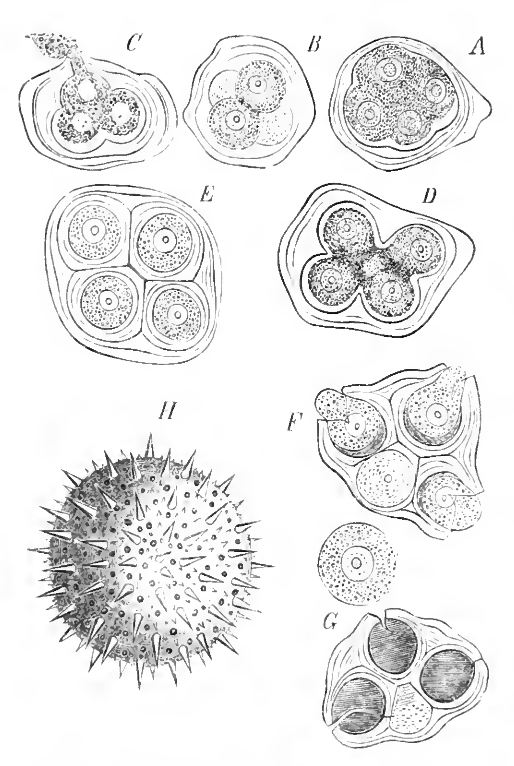



Fig. 378. Althaea rosea: Viertheilung der Pollenmutterzellen *A*—*E*; bei *F* und *G* eine Tetrade, deren Specialmutterzellhäute unter Einfluss des Wassers platzen und die Protoplasmakorper der jungen Pollenzellen austreten lassen. *H* ein ausgewachsenes Pollenkorn von aussen gesehen bei gleicher Vergr. (Vergl. Fig. 11. p. 15).

Das reife Pollenkorn der Angiospermen [1]) erfährt keine Theilungen mehr, wie das der Gymnospermen; es bleibt einzellig, der Pollenschlauch entwickelt sich auf der Narbe des weiblichen Geschlechtsorgans unmittelbar als eine Ausstülpung der Intine, welche die Exine an meist bestimmten, vorgebildeten Stellen durchbricht; nicht selten sind solcher Austrittstellen mehrere oder selbst sehr zahlreiche (Fig. 380 *a*, 381 *o*) vorhanden und die Möglichkeit zur Bildung eben so vieler Pollenschläuche aus einem Korn gegeben, doch wächst meist nur einer kräftig fort, um die Befruchtung zu vermitteln. Abgesehen von der erwähnten Sculptur der Exine selbst hängt die äussere Form und Hautstructur der Pollenkörner vorwiegend davon ab, wie viele Austrittstellen und in welcher Anordnung

1) Specielleres bei Schacht in Jahrb. f. wiss. Bot. II, 149 und Luerssen, ibidem VII, p. 34.

sie sich bilden, ob die Exine an diesen Stellen blos dünner ist und die Intine hier warzenartig vortritt (Fig. 380), oder ob sich hier rundliche Stücke derselben wie Deckel ablösen (Cucurbitaceen, Passiflora), oder ob sie durch spiralige Risse sich in Bänder spaltet, wie bei Thunbergia (Fig. 36) u. s. w. An den Austrittstellen ist die Intine meist dicker, oft bildet sie hier halbkugelige Protuberanzen, die bei der Bildung des Pollenschlauchs das erste Material liefern (Fig. 381 $i$), oder die Exine bildet nur dünnere Längsstreifen, die sich am trockenen Pollenkorn einfalten (Gladiolus, Yucca, Helleborus u. a.). — Häufig ist die Intine auch gleichmässig und continuirlich verdickt, wie bei Canna, Strelitzia, Musa, Persea, und in diesem Falle scheinen (nach Schacht) bestimmte Austrittstellen für den Pollenschlauch nicht vorgebildet. Die Zahl der eigenthümlich organisirten Austrittstellen ist bei jeder Pflanzenart, oft bei ganzen Gattungen und Familien bestimmt: eine bei der Mehrzahl der Monocotylen und wenigen Dicotylen; zwei bei Ficus, Justicia u. a.; drei bei den Onagrarieen, Proteaceen, Cupuliferen, Geraniaceen, Compositen, Borragineen; vier bis sechs bei Impatiens, Astrapaea, Alnus, Carpinus; viele bei den Convolvulaceen, Malvaceen, Alsineen u. a. (Schacht l. c.). — Die Exine ist seltener glatt, meist auf der Aussenseite mit den erwähnten Sculpturen besetzt. Ist sie sehr dick, so lässt sie nicht selten Schichten von verschiedener Structur und Consistenz erkennen, und zuweilen treten in radialer Richtung, die Dicke der Exine durchsetzend, Differenzirungen auf (Fig. 381), die ihr manchmal das Ansehen geben, als ob sie aus stabförmigen, prismatischen Stücken oder wabenartig verbundenen Lamellen u. s. w. bestände, Structurverhältnisse, welche an die des Exosporiums der Marsiliaceen erinnern. — Der Inhalt des reifen Pollenkorns, die Fovilla der älteren Botaniker, besteht gewöhnlich aus dichtem grobkörnigem Protoplasma, in welchem Stärkekörnchen und Oeltröpfchen sich nachweisen lassen; platzt das Korn in Wasser, so tritt die Fovilla in schleimig cohärenten, oft darmartig gewundenen Massen hervor. — Auf der Oberfläche der Exine findet sich häufig gelb oder anders gefärbtes Oel, oft in deutlichen Tröpfchen, welches den Pollen klebrig, für die Uebertragung durch Insecten von Blüthe zu Blüthe geeignet macht, nur in ziemlich seltenen Fällen ist er ganz trocken und staubig, wie bei Urticaceen und vielen Gräsern, wo er aus den Antheren hinausgeschleudert wird oder einfach hinabfällt.

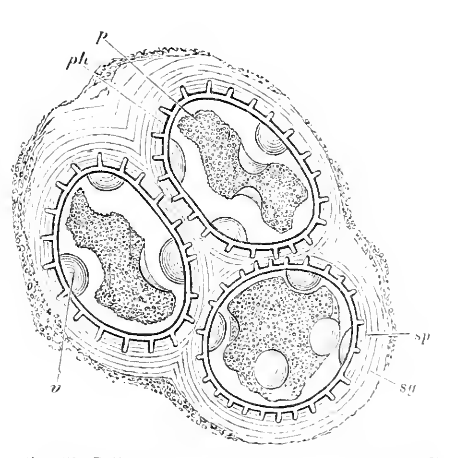



Fig. 379. Pollenmutterzelle von Cucurbita Pepo; $sg$ die in Auflösung begriffenen äusseren gemeinsamen Schichten der Mutterzelle, $sp$ die sog. Specialmutterzellen, bestehend aus Schichtencomplexen der Mutterzelle, welche die jungen Pollenzellen umgeben: auch sie werden später aufgelöst; $ph$ die Haut der Pollenzelle, ihre Stacheln wachsen nach aussen und durchbohren die Specialmutterzelle; $v$ halbkugelige Zellstoffablagerungen an der Pollenzellhaut, aus denen sich später die Pollenschläuche bilden; $p$ der contrahirte Protoplasmakörper der Pollenzelle (das Präparat war durch Zerschneiden einer seit Monaten in absolutem Alkohol liegenden Anthere gewonnen (550).

Wenn die Pollenkörner sich der Reife nähern und die Blüthenknospe sich zum Aufblühen vorbereitet, dann bildet sich auch die Wandung der Antheren-

fächer weiter aus [1]). Die äussere Zellschicht (Epidermis) bleibt immer glattwandig (s. Fig. 382 unten), die inneren Schichten (das Endothecium) sind ebenfalls glatt, wenn die Anthere nicht aufspringt; bilden sich dagegen Klappen (wie bei Fig. 362 *k*), so sind an diesen allein die inneren Zellschichten mit Verdickungsbändern besetzt (fibrös), während da, wo die Antherenfächer längs aufspringen, ihr Endothecium überall fibröse Zellen enthält; meist ist nur eine solche Schicht vorhanden, zuweilen mehrere, bei Agave americana sogar 8—12. — Die nach innen protuberirenden Verdickungsbänder der fibrösen Zellen fehlen meist auf der Aussenwand derselben, an den Seitenwänden sind sie gewöhnlich senkrecht zur

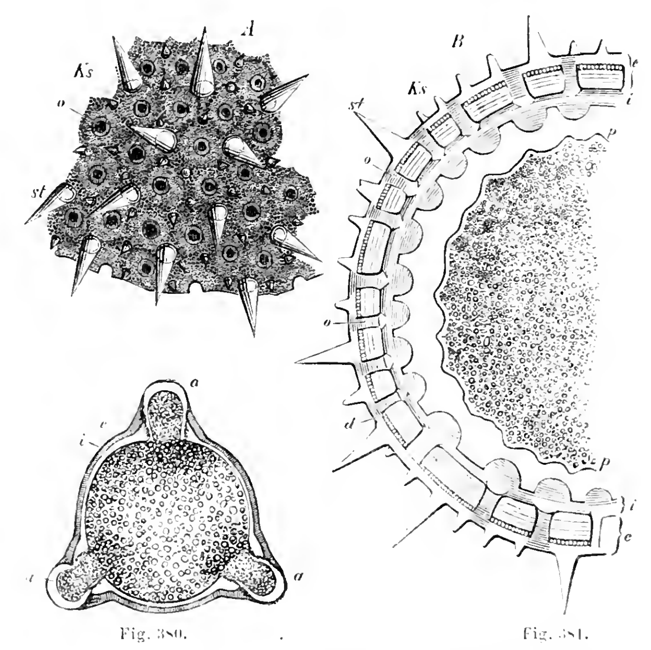



Fig. 380. Fig. 381.

Fig. 380. Pollenkorn von Epilobium angustifolium im optischen Durchschnitt: *a a a* die Austrittsstellen für die Intine *i*, die dort verdickt ist, während sich die Exine *e* daselbst verdünnt (550).

Fig. 381. Pollenkorn von Althaea rosea: *A* ein Stück der Exine von aussen gesehen, *B* die Hälfte eines sehr dünnen äquatorialen Durchschnitts des Korns: *st* grosse Stacheln, *ks* kleine Stacheln der Exine, *o* Löcher der Exine: *e* die Exine, *i* die Intine; *p* der Protoplasmakörper des Pollenkorns von der Intine zurückgezogen (800).

Oberfläche des Faches, auf der Innenwand der Zellen verlaufen sie quer und sind hier netzartig oder sternförmig verbunden. — Indem sich beim Austrocknen der reifen Antherenwandung die Epidermiszellen stärker als die mit Verdickungsbändern versehenen des Endotheciums zusammenziehen, üben sie einen Zug, der die Antherenwand nach aussen concav zu machen und sie an der schwächsten Stelle zu zerreissen strebt. Die Art, wie die Pollensäcke sich öffnen, ist sehr verschieden und steht immer mit den übrigen in der Blüthe getroffenen Einrichtungen zum Zweck der Bestäubung durch Insecten oder ohne diese in nächster Beziehung: bald bildet sich nur ein kurzer Riss am Scheitel jeder Antherenhälfte, wie bei

1) Vergl. H. v. Mohl: Verm. Schriften, p. 62. — Purkynè: de cellulis antherarum fibrosis, Vratislaviae 1830.

Solanum, den Ericaceen (Fig. 363), durch den sich der Pollen beider benachbarter Fächer entleert, oder, und dies ist der häufigste Fall, die Wandung reisst in der Rinne zwischen den beiden Fächern (der Sutur) der Länge nach auf, indem zugleich das diese trennende Gewebe mehr oder weniger zerstört wird und somit beide Fächer durch den Längsriss gleichzeitig geöffnet werden (Fig. 382), was zu der sonderbaren Benennung derartiger Antheren als zweifächeriger Veranlassung gab; sie müssen aber, wenn die Nomenclatur einen wissenschaftlichen Sinn haben soll, vierfächerig genannt werden, im Gegensatz zu den wirklich zweifächerigen der Asclepiadeen und den achtfächerigen vieler Mimoseen. Zuweilen öffnet sich die Antherenhälfte auch am Scheitel durch einen Porus, der einfach durch Zerstörung einer kleinen Gewebepartie an dieser Stelle entsteht (Hofmeister). Uebrigens fehlt es an einer ausführlichen und vergleichenden Bearbeitung dieser physiologisch sehr wichtigen und höchst verschiedenen Vorgänge, und hier mag nur noch hervorgehoben werden, dass die Systematik Werth darauf legt, ob sich die Antherenhälften nach innen (gegen das Gynaeceum) oder nach aussen öffnen, was indessen von der Lage der Sutur und somit von der Lage der Pollensäcke auf der Innen- oder Aussenseite des Trägers abhängt.

In mehreren Familien der Mono- und Dicotylen kommen mehr oder minder beträchtliche Abweichungen [1]) von dem oben geschilderten Entwickelungsgang des Pollens und seiner endlichen Structur vor. Najas und Zostera weichen nur insofern ab, als die Wandverdickung der Mutterzellen unterbleibt und auch die Pollenzellen selbst sehr dünnwandig sind, die letzteren gewinnen bei Zostera ein sehr fremdartiges Aussehen dadurch, dass sie statt der gewöhnlichen gerundeten Form die langer dünner, parallel neben einander in der Anthere liegender Schläuche annehmen. Beträchtlicher sind die Abweichungen bei der Bildung der zusammengesetzten Pollenkörner; sie kommen dadurch zu Stande, dass entweder nur die vier Tochterzellen (Pollenzellen) einer Mutterzelle mehr oder minder innig vereinigt bleiben, wie die Pollentetraden (Vierlingskörner) mancher Orchideen, von Fourcroya, Typha, Annona, Rhododendron, oder es bleiben die sämmtlichen Nachkommen einer Urmutterzelle ungetrennt und bilden eine Pollenmasse von 8, 12, 16, 32, 64 mit einander verbundenen Pollenzellen, wie bei vielen Mimosen und Acacien [2]); in diesen Fällen ist die Cuticula (Exine) auf der freien Aussenseite der am Umfang der Masse liegenden Theilkörner stärker entwickelt und überzieht das Ganze als continuirliche Haut, von der aus nach innen, zwischen den einzelnen Zellen, nur dünne Leisten derselben sich einziehen. Bei den verschiedenen Abtheilungen der Orchideen kommen alle Abstufungen von den gewöhnlichen vereinzelten Pollenkörnern der Cypripedien durch die Vierlingskörner der Neottien bis zu den Ophrydeen vor, wo die sämmtlichen aus je einer Urmutterzelle entstandenen Pollenzellen vereinigt bleiben und so in einem Antherenfach zahlreiche Pollenmassen (massulae) liegen und endlich bis zu den Pollinarien der Ceriorchideen, wo sämmtliche Pollenkörner eines Antherenfachs in parenchy-

---

1) Vergl. bezüglich des Folgenden: Hofmeister's neue Beiträge. II. (Abh. d. K. sächs. Ges. VII), ferner Reichenbach: de pollinis orchidearum genesi (Leipzig 1852) und Rosanoff: über den Pollen der Mimosen in Jahrb. f. wiss. Bot. VI, 441.

2) Bei vielen Mimoseen ist die Anthere nach Rosanoff achtfächerig, indem je zwei Paare kleiner Fächer in einer Antherenhälfte entstehen: die Pollenzellen jedes Faches, aus einer Urmutterzelle entstanden, bleiben in einer Masse vereinigt.

matischem Verbande bleiben: hier wie bei den Asclepiadeen mit nur zweifächeriger Anthere, wo die Pollenkörner jedes Faches durch eine wachsartige Substanz fest verbunden sind, findet der Natur der Sache nach keine Verstäubung des Pollens, auch kein freiwilliges Ausfallen der Pollenmassen aus den Antheren statt; sondern ganz besondere Einrichtungen der Blüthentheile bewirken es, dass die honigsuchenden Insecten die Pollinarien oder unter sich verklebten Pollenmassen aus den Antherenfächern herausziehen und an der Narbe anderer Blüthen derselben Species wieder abstreifen (vergl. im III. Buch über Sexualität).

6) Der weibliche Geschlechtsapparat [das Gynaeceum[1]] der Angiospermenblüthe besteht aus einem oder mehreren geschlossenen Gehäusen, in denen die Samenknospen sich bilden: der untere, hohle, aufgeschwollene Theil jedes einzelnen Samengehäuses, der die Samenknospen umschliesst, wird Fruchtknoten (germen, ovarium) genannt: der Ort oder die Gewebemasse, aus der Samenknospen im Fruchtknoten unmittelbar entspringen, ist eine Placenta. Oberhalb des Fruchtknotens verengt sich das Samengehäuse in ein oder mehrere dünne stielartige Gebilde, Griffel (stilus), welche die Narben (stigmata) tragen; es sind dies drüsige Anschwellungen oder Ausbreitungen von verschiedener Form, welche den auf sie übertragenen Pollen festhalten und durch die von ihnen abgeschiedene Narbenfeuchtigkeit zum Austreiben der Pollenschläuche veranlassen.

Das Gynaeceum ist immer das Schlussgebilde der Blüthe. Bei hinreichend verlängerter Blüthenaxe nimmt es den höchsten Theil derselben ein, ist jene flach, tellerartig, ausgebreitet, so steht es im Centrum der Blüthe, ist sie ausgehöhlt, becherförmig, so steht das Gynaeceum in der Tiefe der Höhlung, in deren Centrum der Scheitelpunct der Blüthenaxe liegt; im Diagramm der Blüthe (Fig. 382 *I*, 384 *B*), wo jeder äussere Kreis einen genetisch tieferen, jeder weiter innen liegende einen morphologisch höheren Querschnitt repräsentirt, erscheint das Gynaeceum daher immer als das innerste, centrale Gebilde der Blüthe, indem die longitudinalen Verschiebungen an der Blüthenaxe bei der Construction des Diagramms beseitigt werden.

Erhebt sich der Axentheil der Blüthe (Blüthenboden, torus, receptaculum) im Centrum so weit, dass die Basis des Gynaeceums deutlich oberhalb der Stamina oder wenigstens in der Mitte des Androeceums liegt, so wird das Perianthium und Androeceum (oder auch die ganze Blüthe) hypogynisch genannt (Fig. 382); ist dagegen der Blüthenboden napfartig oder becherförmig ausgehöhlt, trägt er auf dem ringförmigen Rande das Perianth und die Staubfäden, während in seiner Tiefe das Gynaeceum entspringt (Fig. 384 *A*), so heisst die Blüthe perigynisch: es leuchtet ein, dass zwischen den ausgeprägt hypo- und perigynischen Blüthen Mittelformen möglich sind, die in der That häufig (zumal bei den Rosifloren) vorkommen. — In diesen beiden Blüthenformen ist das Gynaeceum frei, das Receptaculum betheiligt sich nicht an der Bildung der Fruchtknotenwand, obgleich es bei manchen perigynischen Blüthen (z. B. Pyrus, Rosa) äusserlich zuweilen so aussieht. — Epigynisch ist endlich die Blüthe, wenn sie einen wirklich unterständigen Fruchtknoten (ovarium inferum) besitzt; der letztere unterscheidet sich aber von dem in das Receptaculum der perigynischen Blüthe eingesenkten da-

[1]) Man vergl. darüber die in einigen wesentlichen Puncten abweichenden Ansichten Payer's (organogenie de la fleur, p. 725).

durch, dass seine Wandung von dem becherförmig oder sogar lang schlauchförmig ausgehöhlten Blüthenboden selbst gebildet wird, während die Fruchtblätter Carpelle, welche bei dem freien oberständigen Fruchtknoten die ganze Wandung bilden, hier (gleich dem Perianth und dem Androeceum aus dem Rande des hohlen Receptaculums entspringen und die Höhlung nur oben verschliessen, um sich dann als Griffel zu erheben und die Narben zu tragen (Fig. 383). Auch zwischen dem oberständigen Fruchtknoten hypogynischer und dem unterständigen

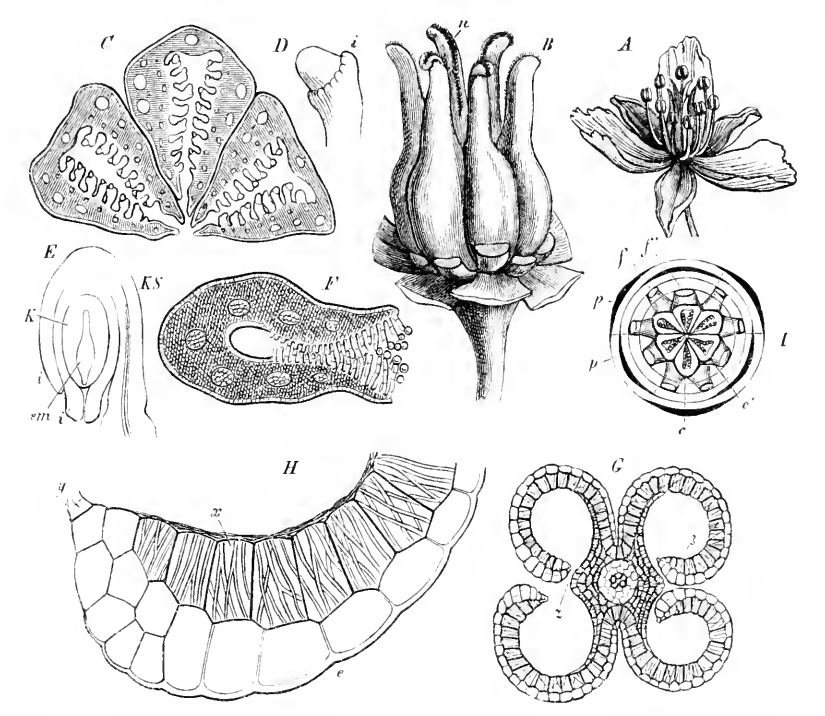
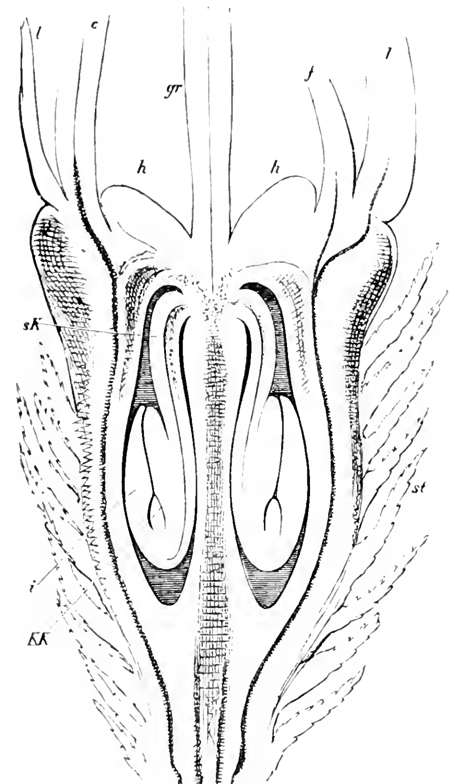



Fig. 382. Butomus umbellatus: *A* Blüthe in natürl. Gr. — *B* das Gymnaeceum nach Wegnahme des Perigons und der Staubblätter vergr.; *n* die Narben. — *C* Querschnitt durch drei der monomeren Fruchtknoten, jedes Carpell auf der Innenseite mit zahlreichen Samenknospen besetzt. — *D* eine junge Samenknospe, *E* eine solche unmittelbar vor der Befruchtung; *i i* die Integumente, *K* Knospenkern, *KS* die Raphe, *em* der Embryosack. — *F* Querschnitt durch den Narbentheil eines Carpells stärker vergr.; an den Narbenhaaren hängen Pollenkörner. — *G* Querschnitt einer Anthere; sie ist vierfächerig, die Ablösung der Klappen *β* bei *z* findet aber so statt, dass sie dann zweifächerig erscheint. — *H* Theil einer Klappe der Anthere (entsprechend *β* in *G*); *y* die Stelle, wo sie sich vom Connectiv abgelöst hat, *e* die Epidermis, *x* die fibröse Zellschicht (Endothecinm). — *I* das Diagramm der ganzen Blüthe: das Perigon *p p* besteht aus zwei alternirenden dreigliederigen Wirteln, das Androecenm ebenfalls, die Staubblätter des äusseren Wirtels sind aber verdoppelt (*f*), die des inneren *f'* einfach und dicker. Auch das Gynaeceum besteht aus zwei dreizähligen Quirlen, einem äusseren *c* und einem inneren *c'*. Es sind also sechs alternirende dreigliedrige Wirtel mit Verdoppelung der Glieder im ersten Staubblattwirtel vorhanden.

epigynischer Blüthen sind Uebergangsformen nicht selten; der Fruchtknoten kann z. B. in seiner unteren Hälfte vom Receptaculum, in seiner oberen von den verwachsenen Fruchtblättern gebildet sein; derartige Uebergänge finden sich zumal bei den Saxifragen.

Bildet das Gynaeceum einer Blüthe nur einen Fruchtknoten, so entsteht auch nur eine Frucht, und die Blüthe kann dann als einfrüchtig, monocarpisch (Fig. 383, 384) bezeichnet werden im Gegensatz zu den polycarpischen Blüthen, deren Gynaeceum mehrere isolirte Fruchtknoten und aus diesen ebenso viele oder weniger Früchte bildet (Fig. 382).

Das Verständniss der verschiedenen Formen des Gynaeceums wird erleichtert, wenn wir die Hauptformen gesondert betrachten; ich unterscheide für den vorliegenden Zweck:



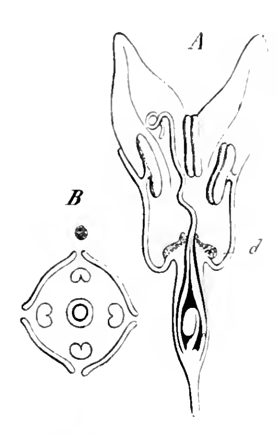




Fig. 384. Blüthe von Eleagnus fusca: A Längsschnitt, d Discus, B Diagramm.

Fig. 383. Längsdurchschnitt des unterständigen Fruchtknotens von Eryngium campestre: l Sepala, c Corolle, f Filament, gr Griffel, h Discus; kK Kern der Samenknospe, i Integument.

I. Das oberständige Gynaeceum (Blüthe hypo- oder perigynisch).

A) die Samenknospen entspringen aus den Carpellen selbst.

a) monomere Fruchtknoten

α) nur einer in einer Blüthe,

β) zwei oder mehr in einer Blüthe.

b) ein polymerer Fruchtknoten in der Blüthe.

γ) dieser ist einfächerig oder

δ) mehrfächerig.

B) Die Samenknospen entspringen aus der Blüthenaxe im Inneren des Fruchtknotens.

ε) Samenknospe terminal (nur eine),

ζ) Samenknospe seitlich an der Axe (eine oder mehr).

II. Das unterständige Gynaeceum (Blüthe epigynisch):

C) mit wandständigen Samenknospen.

η) einfächerig,

ϑ) mehrfächerig.

D) mit axenständigen Samenknospen:

ι) eine Samenknospe terminal am Axenende,

κ) seitliche Samenknospe (eine oder mehr).

---

Das oberständige Gynaeceum wird wesentlich von einer eigenthümlichen Blattformation, den Fruchtblättern oder Carpellen gebildet, welche meist auch die Samenknospen erzeugen; diese entspringen gewöhnlich aus den Rändern der Fruchtblätter, wie bei Fig. 385, nicht selten aber auch auf der ganzen Innenfläche, wie bei Fig. 357 *F* und Fig. 382 *C*. Der Fruchtknoten ist monomer, wenn er nur von einem Carpell gebildet wird, dessen Ränder, unter concaver Einkrümmung der Ober- oder Innenseite, sich dicht zusammenlegen und verwachsen, so dass der Mittelnerv am Rücken hinläuft, während ihm gegenüber die Samenknospen, wenn sie randständig sind, eine Doppelreihe bilden: doch können

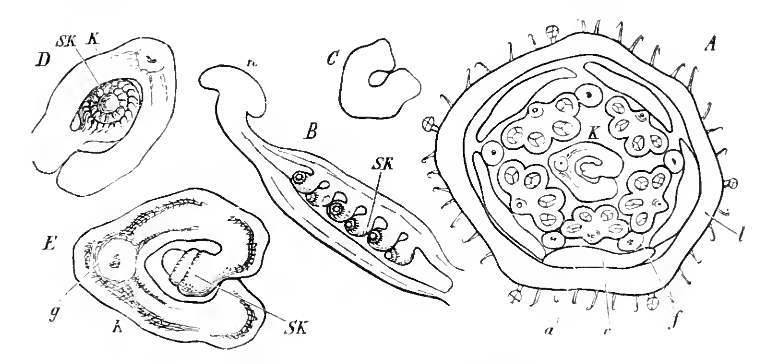



Fig. 385. Phaseolus vulgaris: *A* Querschnitt der Blüthenknospe (*l* Kelchröhre, *c* Corolle, *f* Filamente der äusseren, *a* Antheren des inneren Staubblattkreises, *k* Carpell. — *B* Längsschnitt des Carpells, mit den Samenknospen *sk* und der Narbe *n*. — *C*, *D*, *E* Querschnitte verschieden alter Carpelle, *SK* deren randständige Samenknospen, *g* Mittelnerv des Carpells.

die eingeschlagenen Ränder des Fruchtblatts, zu dickeren Placenten anschwellend (wie in Fig. 386), auch zahlreichere Reihen von Samenknospen erzeugen, und andrerseits beschränkt sich die Zahl derselben nicht selten nur auf zwei (Amygdalus)[1]. In monocarpen Blüthen findet sich nun blos ein solches Fruchtblatt, wie bei Fig. 384 und 385, in polycarpen können deren zwei, drei oder mehr, selbst sehr viele auftreten; ist ihre Zahl zwei, drei oder fünf, so stehen sie gewöhnlich in einem Quirl, sind ihrer vier, sechs oder zehn vorhanden, so ordnen sie sich gewöhnlich in zwei alternirende Kreise (vergl. Fig. 382 *B*, *I*); wenn die Zahl der monomeren Fruchtknoten in einer Blüthe beträchtlich wird, wie bei den Ranunculaceen, Magnolien u. a., so verlängert sich gewöhnlich auch der sie tragende Axentheil (sehr bedeutend z. B. bei Myosurus), und ihre Anordnung wird eine schraubige. Der monomere Fruchtknoten ist seiner Anlage nach immer einfächerig, doch kann er nachträglich auch mehrfächerig werden, indem durch Wuche-

---

1) Wegen einzelner, in der Axel des Carpells entstehender Samenknospen (wie bei Ranunculus) vergl. unter 8).

rung der Innenseite des Carpells Leisten entstehen, welche den Hohlraum der Länge nach (wie bei Astragalus), oder der Quere nach (wie bei Cassia fistula) in Fächer theilen. Dergleichen Fruchtknoten können als monomere mit falschen Fächern (loculis spuriis) unterschieden, sie dürfen aber nicht als polymere bezeichnet werden.

Entsteht ein polymerer Fruchtknoten, so vereinigen sich zu seiner Bildung immer sämmtliche Carpelle der Blüthe, die in diesem Falle meist zu zwei, drei, vier, fünf in einem Kreis angelegt werden, in dessen Mitte die Blüthenaxe endigt. Bleiben die einzelnen Carpelle offen und verwachsen sie so, dass der rechte Rand des einen mit dem linken des anderen verschmilzt (klappige Verwachsung), so entsteht ein polymerer, einfächeriger Fruchtknoten; dieser besitzt wandständige Placenten, wenn die verwachsenen Ränder nur wenig nach innen vorspringen, wie bei Reseda, Viola u. a. Springen die verwachsenen Carpellränder weiter

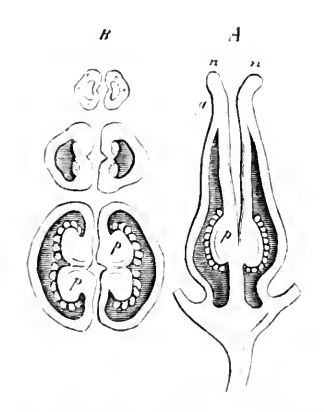



Fig. 386. Gynaeceum von Saxifraga cordifolia: A im Längsschnitt (g Griffel, n Narbe), B Querschnitte in verschiedenen Höhen (p Placenten).

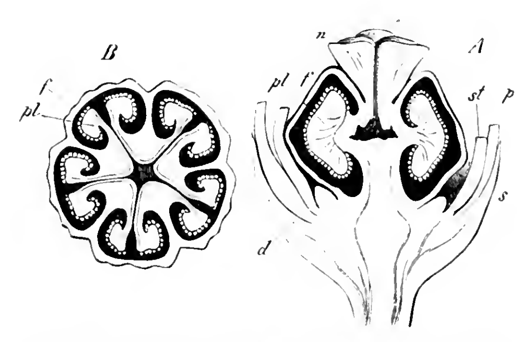



Fig. 387. Gynaeceum von Pyrola umbellata: A im Längsschnitt (s Sepala, p Petala, st Filamente der Stamina, f Fruchtknoten, n Narbe, d Nectardrüsen); B Querschnitt durch den Fruchtknoten, dessen Wandung f ist; pl die Placenten.

nach innen vor, so wird der Hohlraum des Fruchtknotens mehrkammerig, die Kammern sind aber in der Mitte gegen einander geöffnet, wie bei Papaver, wo die unvollständigen Theilungswände beiderseits mit zahlreichen flächenständigen Samenknospen bedeckt sind. — Ein polymerer zwei- oder mehrfächeriger Fruchtknoten entsteht dadurch, dass die Carpelle ihre Seitenränder so weit nach innen vorschieben, dass sie sich in der Axe des Fruchtknotens oder im Umkreis derselben berühren oder verwachsen, wobei nicht selten die verlängerte Blüthenaxe im Centrum mitwirkt. Die Art der Verwachsung der Carpelle im vielfächerigen Fruchtknoten kann übrigens eine sehr verschiedene sein, je nachdem diese ihrer ganzen Länge nach ihre eingeschlagenen Ränder verschmelzen, oder nur unten, während die oberen Partien sich eher wie ein Kreis von monomeren Fruchtknoten verhalten (Fig. 386, 387, 388, 389). — Indem die eingeschlagenen Carpellränder im Centrum des Fruchtknotens sich als Placenten ausbilden, erscheinen auch die Samenknospen in den centralen Winkeln der Fächer, wie bei Fig. 388; die bis zum Centrum eingeschlagenen Carpellränder spalten sich aber häufig wieder in zwei zurückgekrümmte Lamellen, die nun erst mitten in den Fachräumen zu Placenten anschwellen, wie Fig. 387 zeigt; es leuchtet ein, dass die beiden Pla-

centen innerhalb eines Faches den Rändern desselben Carpells entsprechen, welches die Aussenwand des Faches darstellt.

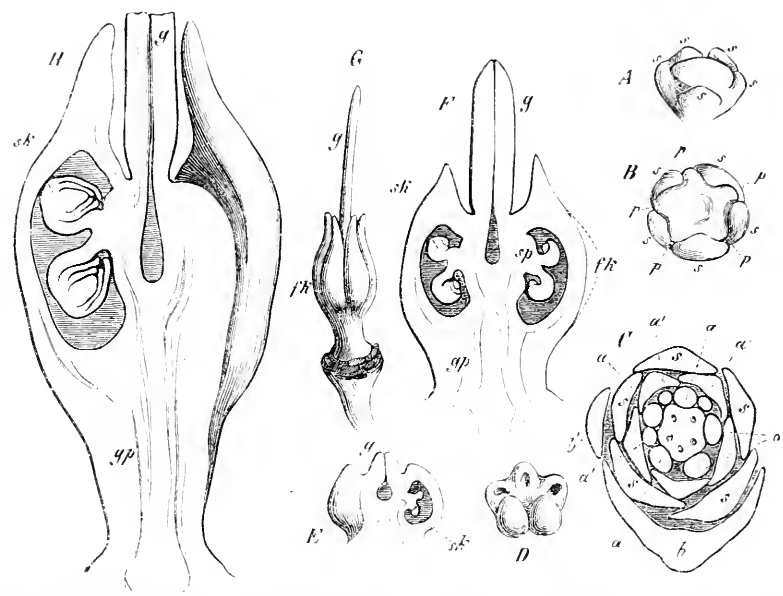


Fig. 388. Dictamnus Fraxinella: *A* junge Blüthenknospe nach Anlage der Sepala *s*; *B* ältere nach Anlage der Petala *p*; *C* noch ältere Knospe, die fünf Staubblätter *a* sind angelegt, zwischen ihnen treten noch fünf neue *a'* auf, von denen erst drei sichtbar sind (*b* das Deckblatt, *b'* ein Vorblatt). — *D* bis *H* Entwickelung des Fruchtknotens *fk*: *sk* Samenknospen, *gp* Gynophorum, *g* Griffel.

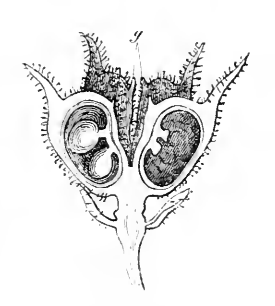


Fig. 389. Reife Frucht von Dictamnus Fraxinella, das vordere Carpell ist weggenommen, zwei seitliche geöffnet (nat. Gr.)

Wie im monomeren, können auch im polymeren Fruchtknoten falsche Scheidewände entstehen; ist der polymere Fruchtknoten zweifächerig, so kann er auf diese Weise vierfächerig werden, ist er fünffächerig, so kann er zehnfächerig werden. Der erstgenannte Fall ist bei den Labiaten und Borragineen allgemein: Fig. 390 zeigt, dass der Fruchtknoten aus zwei Carpellen verwächst, deren Ränder nach innen vordringend (*I* bis *IV*), eine rechte und eine linke Placenta (*pl*) bilden, an der, jedem Carpellrand entsprechend, je eine hintere und eine vordere Samenknospe entsteht; zwischen die beiden Samenknospen eines Faches aber drängt sich eine Wucherung aus der Mediane des Carpells hinein (*x* in *IV* und *VI*), welche das Fach in zwei einsamige »Clausen« theilt. Indem später die äussere Wandpartie jeder der vier Clausen sich stark nach aussen und oben wölbt (*B*), wird die Trennung des aus zwei Carpellen bestehenden Fruchtknotens in vier einzelne Partien noch auffallender, und schliesslich trennen sich diese sogar als einsamige Theilfrüchte, was bei den Borragineen noch stärker hervortritt. — Nur unvollständig ist dagegen die Theilung der fünf Fächer im Fruchtknoten von Linum durch falsche Scheidewände in je zwei falsche Fächer, da die von den Medianen der Carpelle vordringenden Leisten das Centrum des Fruchtknotens nicht erreichen.

Bevor ich zur Betrachtung der Ovarien mit axiler Placenta übergehe, ist zu erwähnen, dass es auch Fälle giebt, wo sich nach dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntniss noch nicht mit Sicherheit unterscheiden lässt, ob die Samenknospen aus dem Axengebilde oder aus den damit verschmolzenen Carpellrändern entstehen, und diese zweifelhaften Fälle sind vielleicht häufiger, als man glaubt. Bei den Caryophylleen erhebt sich, nach den Beobachtungen Payer's an Cerastium und Malachium das umfangreiche Ende der Blüthenaxe beträchtlich, noch bevor die Carpelle angelegt werden; sie erscheinen dann in einem Quirl, mit ihren Rändern verschmolzen und mittels dieser an der emporragenden Axe angewachsen; jedes bildet so zu sagen eine neben der Axe hängende Tasche; indem der

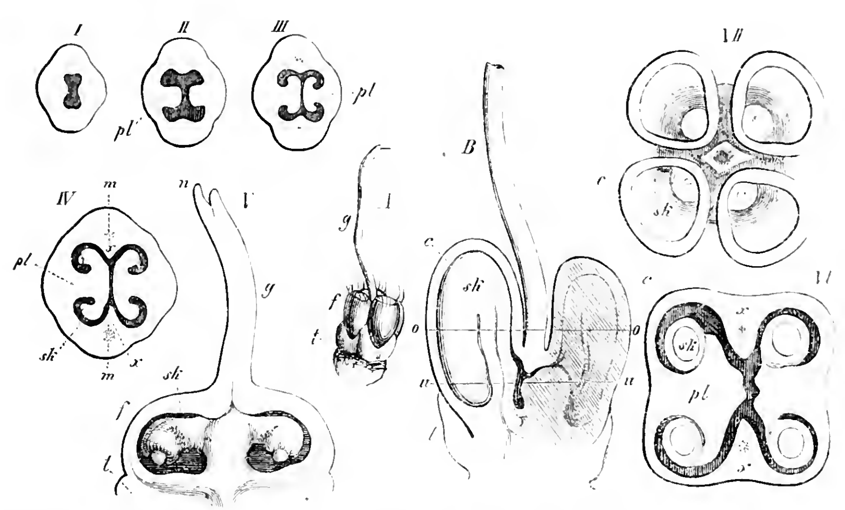


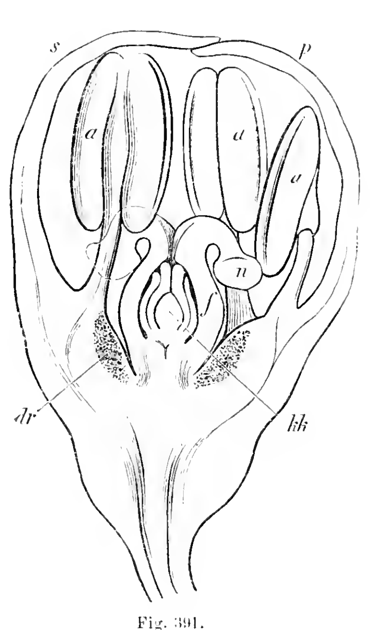

Fig. 390. Entwickelung des Fruchtknotens von Phlomis pungens (einer Labiate). Alter nach der Reihenfolge von *I* bis *VII*; *V* ist Längsschnitt, die anderen sind Querschnitte. — *A* ist ein befruchtungsfähiges Gynaeceum von aussen gesehen, *B* ein solches im Längsschnitt. — Die Linien *o* und *u* bei *B* entsprechen den Querschnitten *VII* und *VI*. — Es bedeutet *pl* die Placenta, *x* die falschen Scheidewände, *f* Fächer des Fruchtknotens, *sk* Samenknospe, *c* die Wand des Carpells; *t* der Discus; *n* die Narbe.

Axenkörper sich erhebt, bilden die Carpellränder an ihm longitudinal aufsteigende, radiale Scheidewände zwischen den zu Fächern sich erweiternden Taschen; die Carpelle überwachsen aber schliesslich den Axenscheitel, die Scheidewände erheben sich über diesen bei Cerastium u. a. als freie, in der Mitte nicht zusammentreffende Lamellen, so dass der Fruchtknoten unten fünffächerig ist, oben aber einfächerig bleibt. Auf der axilen Seite jedes Faches, die anscheinend von dem Axenkörper selbst gebildet wird, entstehen die Samenknospen in je zwei parallelen Reihen. In der Familie der Caryophylleen finden sich nun Gattungen, wo es wahrscheinlicher wird, dass die Placenta axil ist, und andere, wo sie eher den Carpellen anzugehören scheint.

Unter den oberständigen Fruchtknoten mit axiler Placenta sind zunächst die der Piperaceen, die von Typha und Najas hervorzuheben [1], wo

1) Magnus: Zur Morphologie der Gattung Najas (Bot. Zeitg. 1869, p. 772). — Rohrbach: über Typha (in Sitzungsber. d. Ges. naturforsch. Freunde. Berlin, 16. Novbr. 1869). — Hanstein und Schmitz: Ueber Entwickelung der Piperaceenblüthen (Bot. Zeitg. 1870, p. 38).

die sehr einfache weibliche Blüthe (abgesehen von dem durch Haare vertretenen Perigon von Typha) eben nur aus einem zum Fruchtknoten mit centraler Samenknospe umgebildeten kleinen Seitenspross besteht. Die Axe dieses Sprösschens soll am Scheitel selbst zum terminalen Kern der Samenknospe werden, die von einem unter ihr hervortretenden Ringwall umwachsen und endlich überwölbt wird; diese Hülle schliesst sich oben und bildet so die Fruchtknotenwandung; bei Typha [1]) erhebt sich über dem Fruchtknoten nur ein Griffel mit einer Narbe, man könnte jenen daher als aus einem einzigen Carpell gebildet betrachten, welches sich in Form eines Ringwalles zuerst aus der Blüthenaxe erhebt; bei den Piperaceen aber ist die auf dem Scheitel des Fruchtknotens sitzende Narbe nicht selten mehrlappig



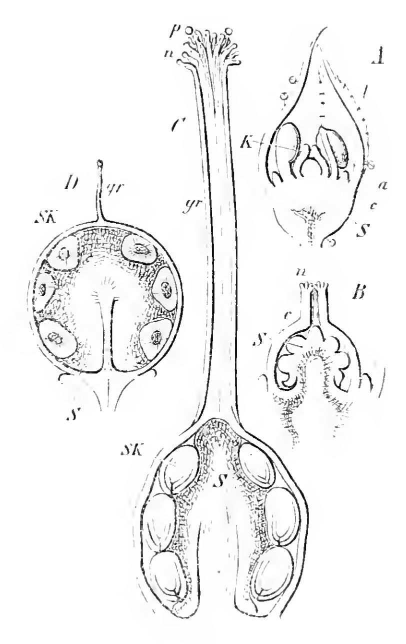




Fig. 391.

Fig. 392.

Fig. 391. Rheum undulatum, Längsschnitt der Bluthe; *s* Blatt des äusseren Hüllkreises, *p* ein solches des inneren; *a a* die Antheren (von den neun vorhandenen nur drei zu sehen); *f* der Fruchtnoten, *n* die Narben. *kk* Kern der Samenknospe. — *dr* Drüsengewebe am Fusse der Filamente, die Nectarien darstellend.

Fig. 392. Anagallis arvensis: *A* junge Blüthenknospe im Längsschnitt, *l* Kelchblätter, *c* Corolle, *a* Antheren, *K* Carpell, *S* der Scheitel der Blüthenaxe. — *B* das weiter entwickelte Gynaeceum nach Anlegung der Narbe *n* und der Samenknospen am axilen Träger *S*. — *C* das zur Befruchtung reife Gynaeceum: *p* Pollenkörner auf der Narbe *n*, *gr* Griffel, *S* der axile Träger der Samenknospen *SK*. — *D* unreife Frucht; der Samenträger *S* ist pulpös geworden und so angeschwollen, dass er die Räume zwischen den Samen *SK* ausfüllt.

oder schief gestellt, was ebenso wie die zwei bis vier Griffel auf dem Ovarium von Najas [2]) darauf hindeutet, dass dasselbe nicht von einem, sondern einigen Carpellen gebildet wird, die anfangs, gleich den Blattscheiden der Schachtelhalme,

1) Hier, wie bei den sogen. axilen Antheren, sind übrigens noch manche Zweifel zu beseitigen. So stellt Schenk (in brieflicher Mittheilung) die axile Stellung der Samenknospe von Typha entschieden in Abrede: sie ist nach ihm lateral und erscheint als kleiner Höcker an der Wand des Fruchtknotens; diese Stellung besitzt sie bis zur völligen Ausbildung.

2) Mir ist nicht ersichtlich, warum Magnus die Umhüllung der Samenknospe von Najas als Perigon gedeutet wissen will.

als einheitlicher Ringwulst vortreten, um sich erst später am oberen Rande in Zipfel aufzulösen; diese Annahme erscheint um so zulässiger, als auch bei anderen Angiospermen, wo man nach verwandten Formen berechtigt ist, eine Mehrzahl verwachsener Carpelle anzunehmen, diese doch sogleich als ein ungetheilter Ringwall auftreten, der sich zum Fruchtknoten und über diesem zum Griffel und der Narbe ausbildet, wie bei den Primulaceen (Fig. 392). Bei den Polygoneen dagegen, wo der Fruchtknoten später ebenfalls einen die centrale Samenknospe umgebenden Sack darstellt (Fig. 391), ist die Verwachsung desselben aus zwei bis drei Carpellen nicht nur an der entsprechenden Zahl der Griffel und Narben erkennbar, sondern die einzelnen Carpelle erscheinen an der Blüthenaxe anfangs gesondert und verschmelzen erst im weiteren Wachsthum zu einem Ganzen, indem sich ihre Insertionszone als Ringwall erhebt. Da in all diesen Fällen die Fruchtknotenwand keine Placenten bildet, aus deren Zahl und Lage man sonst die Zahl und Lage der Carpelle leichter erkennt, so ist man hier auf directe Beobachtung der ersten Entwickelungszustände und auf die Zahlenverhältnisse der Griffel und Narben angewiesen; übrigens handelt es sich hier um morphologische Verhältnisse, die trotz der vielen Arbeiten über Blüthenentwickelung noch keineswegs hinreichend klargestellt sind.

Ausser der Zahl der zum Fruchtknoten verwachsenen Carpelle ist in dieser Abtheilung noch die Frage von Interesse, ob in einem gegebenen Falle die Samenknospe als Terminalgebilde der Blüthenaxe oder seitlich an dieser auftritt. Dass da, wo nur eine an der Basis des Fruchtknotens entspringende Samenknospe vorhanden ist, diese ein Schlussgebilde der Blüthenaxe sein könne, leuchtet sofort ein; für die Piperaceen, Najas, Typha, Polygoneen u. a. ist auch in der That durch die Untersuchungen von Hanstein und Schmitz, Magnus, Rohrbach, Payer der Beweis erbracht, dass nicht nur die Samenknospe als Ganzes, sondern der Knospenkern selbst als ein terminales Gebilde zu betrachten ist. Uebrigens darf aber daraus noch nicht gefolgert werden, dass jede aus der Basis der Fruchtknotenhöhle entspringende Samenknospe auch nothwendig die Spitze der Blüthenaxe repräsentire; denn es ist denkbar, dass diese selbst zwar nicht weiter hervortritt, aber doch n e b e n ihrem Scheitel eine Samenknospe producire, ein Fall, dem wir unten in dem unterständigen Fruchtknoten der Compositen begegnen werden. — Nicht zahlreich sind die Fälle, wo die Blüthenaxe sich innerhalb der geräumigen Ovariumhöhle frei erhebt und mehrere, seitlich aus ihr hervortretende Samenknospen producirt, wie es bei den Primulaceen (Fig. 392) und den Amaranthaceen (Celosia nach Payer) geschieht.

D e r u n t e r s t ä n d i g e F r u c h t k n o t e n epigynischer Blüthen entsteht durch Verlangsamung oder völliges Erlöschen des Scheitelwachsthums der jungen Blüthenaxe, deren peripherisches Gewebe sich als Ringwall erhebt und auf ihrem freien Rande die Blüthenhüllen, die Stamina und die Carpelle erzeugt (Fig. 393, 394); das so entstehende, oben zunächst noch offene Hohlgebilde wird von den über der Höhlung sich zusammenneigenden Carpellen überdacht und verschlossen; der Scheitelpunct der Blüthenaxe liegt in der Tiefe der becherförmigen oder schlauchartig verlängerten Höhlung. Trotz dieser auffallenden Verschiebung der Axentheile gleicht der Bau des unterständigen Fruchtknotens dem des freien, polymeren fast in allen Verhältnissen: er kann wie dieser einfächerig oder mehrfächerig sein; ist er einfächerig, so kann die Placentation basilär oder seitlich

auftreten. Bei basilärer Placentation erscheint die Samenknospe zuweilen geradezu als Schlussgebilde des Axenscheitels, so z. B. die aufrechte Samenknospe der Juglandeen; bei den Compositen dagegen ist die einzige anatrope Samenknospe nicht terminal, sondern seitlich gestellt, der Scheitel der Blüthenaxe ist oft deutlich als kleiner Hügel neben dem Funiculus erkennbar und wächst in abnormen Fällen als blättertragender Spross weiter[1]). — Bei Samolus erhebt sich der Axenscheitel innerhalb des einfächerigen unterständigen Fruchtknotens ähnlich wie im oberständigen der anderen Primulaceen (Fig. 392) und bildet zahlreiche seitliche Samenknospen. — Sind die Placenten des einfächerigen unterständigen Ovariums wandständig, so laufen sie als zwei, drei, vier, fünf oder mehr Wülste longitudinal von oben nach unten oder von unten nach oben und

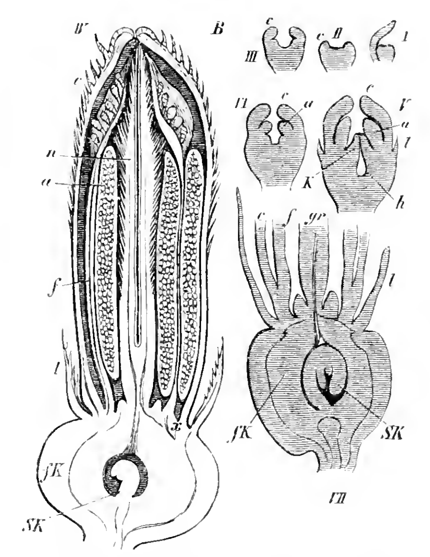


Fig. 393. Entwickelung der Blüthe von Helianthus annuus; Altersfolge in der Reihenfolge *I* bis *VII* (*IV* und *VI* sind in der Figur verwechselt). — *c* Corolle, *l* Kelch, *f* Filamente der Staubblätter, *a* deren Anthere; *x* das Basalstück, welches sich später zum unteren Theil der Blumenröhre, der die epipetalen Stamina trägt, entwickelt; *fK* der unterständige Fruchtknoten; *SK* die Samenknospe; *k* Carpelle, *gr* Griffel.

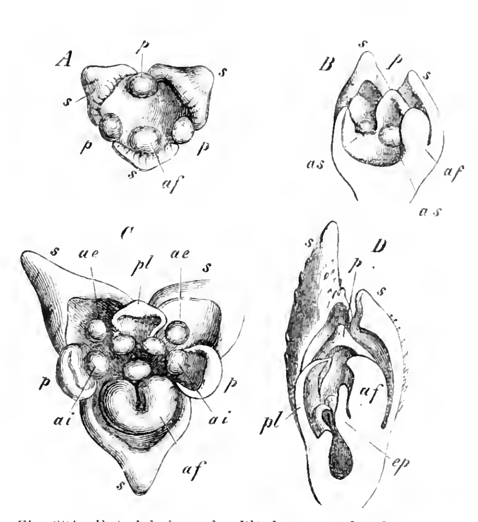


Fig. 394. Entwickelung der Blüthe von Calanthe veratrifolia nach Payer. Altersfolge in der Reihe *A* bis *D*: *A* und *C* von oben, *B* und *D* im Längsschnitt gesehen. — *s* die Sepala, *p* die Petala (*pl* das zur Unterlippe sich entwickelnde Petalum); *af* die einzige fertile Anthere, *ae* und *ai* abortirende Antheren des äusseren und inneren Kreises (bei *B* sind *as* die sterilen Staubblätter); in *D* eines der drei Carpelle.

tragen Doppelreihen oder mehrfache Reihen von Samenknospen (Orchideen, Opuntia); diese mehr oder minder nach innen vorspringenden Placenten können als die an der Innenseite der Fruchtknotenwand hinablaufenden Verlängerungen der Carpellränder betrachtet werden. Dasselbe gilt von den longitudinalen Scheidewänden des mehrfächerigen unterständigen Fruchtknotens, an denen die oben bereits für den oberständigen geschilderten Verschiedenheiten auftreten, indem sie entweder in der Mitte zusammentreffend ihre Placenten in den axilen Winkeln der Fächer entwickeln (Fig. 358), oder sich in zwei Lamellen spaltend

1) Cramer: Bildungsabweichungen und morph. Bedeutung des Pfl.-Eies (Zürich 1864), und Köhne: Die Blüthenentwickelung der Compositen (Berlin 1869). — Buchenau: Bot. Zeitg. 1832. Nr. 18 ff.

zurückbiegen und die Samenknospen in der Mitte der Fachräume bilden (Cucurbitaceen). Gewöhnlich betheiligen sich an der Bildung des oberen Theils des unterständigen Fruchtknotens zwei, drei oder mehr Carpelle, deren verlängerte Ränder, wie schon erwähnt, abwärts laufend die wandständigen Placenten oder die Scheidewände der vielfächerigen bilden; in solchen Fällen muss der unterständige Fruchtknoten gleich dem entsprechend gebauten oberständigen als polymer bezeichnet werden, da sich diese Bezeichnung nur auf die Anzahl der Carpelle bezieht: Beispiele eines monomeren unterständigen Fruchtknotens scheinen dagegen sehr selten zu sein: Hippuris vulgaris (Fig. 360) bietet einen solchen Fall dar, es ist nur ein Carpell und in diesem nur eine anatrope hängende Samenknospe vorhanden.

Der Griffel (stylus) wird von dem oberhalb des Fruchtknotens verlängerten Carpell gebildet; bei monomeren Fruchtknoten ist daher nur ein Griffel (der aber verzweigt sein kann) vorhanden (Fig. 382, 384); ist der Fruchtknoten polymer, so besteht der Griffel aus so vielen Theilen, als Fruchtblätter vorhanden sind; diese Theile können unmittelbar über dem Fruchtknoten schon frei sein (Fig. 386), oder sie sind oberhalb desselben noch auf eine Strecke verwachsen und trennen sich erst weiter oben, oder endlich sind sie ihrer ganzen Länge nach verwachsen (Fig. 388 *G*, Fig. 390). Obgleich der Stylus aus dem Scheitel des jungen Carpells entsteht, kann er doch später an der (axilen) Seite des monomeren Fruchtknotens stehen, indem das Carpell durch stärkeres Wachsthum seines Fruchtknotentheils an dessen Rückenseite sich beträchtlich ausbaucht (Fragaria, Alchemilla); geschieht dasselbe an den einzelnen Carpellen eines polymeren Fruchtknotens, so erscheint dieser selbst in der Mitte vertieft, und aus der Vertiefung steigt der Stylus empor (Fig. 387, 388); bei den Labiaten und Borragineen ist dieses Verhältniss besonders gesteigert, indem hier die vier erwähnten Clausen des zweitheiligen Fruchtknotens sich sehr stark nach oben ausbauchen (Fig. 390 *A, B*), so dass der Griffel schliesslich zwischen vier anscheinend kaum zusammenhängenden Fruchtknotentheilen zu entspringen scheint (stylus gynobasicus).

Der Griffel kann hohl, d. h. von einem Längscanal, einer engen Verlängerung des Fruchtknotenraums, durchzogen sein, wie bei Butomus (Fig. 392 *B, F*), wo er oben sogar offen an der behaarten Narbenfläche ausmündet; ebenso bei Viola, (Fig. 395), wo der Canal weit ist und oben in die hohlkugelige, offene Narbenhöhlung mündet; auch bei Agave und Fourcroya ist der Griffel seiner ganzen Länge nach hohl und an der Narbe offen, nach unten theilt sich der einfache Canal in drei Röhren, welche in die Fächer des Fruchtknotens auslaufen, eine Erscheinung, die auch bei anderen Liliaceen vorkommt[1]; in anderen Fällen ist er anfangs hohl, wie bei Anagallis (Fig. 392 *B*), um später durch Wucherung des Gewebes ausgefüllt zu werden. Gewöhnlich ist im Griffel des befruchtungsfähigen Gynaeceums kein Canal aufzufinden: oder wenigstens nicht im oberen Theil desselben; dafür ist er dann von einer gelockerten Gewebemasse, dem leitenden Gewebe, durchzogen, in welchem nach der Bestäubung die Pollenschläuche hinabwachsen, bis sie in die Höhlung des Fruchtknotens gelangen. — Die äussere Form des Griffels ist meist die langcylindrische, faden- oder säulenförmige, zu-

1) Zuccarini: Nova Acta Ac. Leopold. XVI, pars II, p. 665.

weilen prismatisch, auch flach bandartig; bei den Irideen erlangt er meist eine beträchtliche Grösse; sehr lang, oben dreitheilig und an jedem Theil tief becherartig ausgehöhlt bei Crocus; drei freie blumenblattartige, breite, gefärbte Griffel zeichnen die Gattung Iris aus. Zuweilen verzweigt sich jeder zu einem Carpell gehörende Griffeltheil, so z. B. bei den Euphorbiaceen, wo den drei Carpellen ein dreitheiliger, oben aber in sechs Zweige gespaltener Griffel entspricht. Nicht selten bleibt der Griffel sehr kurz, er erscheint dann als blosse Einschnürung zwischen Fruchtknoten und Narbenkörper, wie bei Vitis u. a.

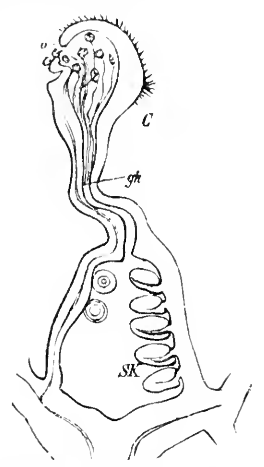


Fig. 395. Längsschnitt durch das Gynaeceum von Viola tricolor: *SK* Samenknospen, *gk* Griffelcanal, *o* Oeffnung desselben; in der Höhlung des Narbenkopfes, die mit Narbenfeuchtigkeit erfüllt ist, finden sich Pollenkörner, die ihre Schläuche austreiben.

Die Narbe (stigma) im engeren Sinne ist der zur Aufnahme des Pollens bestimmte Theil des Griffels; sie ist zur Zeit der Bestäubung mit einer klebrigen Ausscheidung und gewöhnlich mit zarten Haaren oder kurzen Papillen bedeckt, ein drüsiges Gebilde, welches sich bald nur als ein besonders ausgebildetes Flächenstück des Stylus, bald als ein besonderes Organ an diesem von sehr variabler Form darstellt, die ihrerseits immer im nächsten Zusammenhang mit der Art der Pollenübertragung durch Insecten oder sonstwie zusammenhängt und nur unter Berücksichtigung dieser Verhältnisse verstanden und gewürdigt werden kann: einige besonders interessante Fälle werden wir im III. Buch noch betrachten, hier sei nur erwähnt, dass die Narbenfläche den Ausgang des offenen Griffelcanals darstellt, wenn ein solcher vorhanden ist; ist der letztere geschlossen oder fehlt er ganz, so erscheint die Narbe als oberflächliche Drüsenbildung am Scheitel oder unter dem Scheitel des Griffels oder seiner Theile; sind diese lang und dünn, mit langen Haaren bedeckt, so erscheinen die Narben pinselförmig, oder federbuschartig wie bei den Gräsern; bei den Solaneen und Cruciferen überzieht die feuchte Narbenfläche eine knopfartige eingekerbte Verdickung am Ende des Griffels, bei Papaver bildet sie einen mehrstrahligen Stern auf dem lappig getheilten Griffel. Zuweilen schwillt der narbentragende Theil des letzteren massig an, wie bei den Asclepiadeen, wo die beiden monomeren und sonst getrennten Fruchtknoten mit diesen »Narbenköpfen« verwachsen; die eigentliche Narbenfläche, in welche die Pollenschläuche eindringen, liegt hier auf der Unterseite des Narbenkörpers sehr verborgen [1]).

7) Nectarien. Ueberall, wo die Bestäubung durch Insecten vermittelt wird, finden sich in den Blüthen drüsige Secretionsorgane, welche riechende und schmeckende (meist süsse) Säfte ausscheiden oder doch innerhalb ihres zarten Zellgewebes enthalten, aus welchem sie leicht ausgesogen werden können. Diese Säfte werden unter dem Namen Nectar, die sie erzeugenden Organe als Nectarien zusammengefasst. Vertheilung, Form und morphologische Bedeutung der Nectarien sind sehr verschieden und stehen jederzeit in unmittelbarer Beziehung zu den specifischen Einrichtungen der Blüthe zum Zweck der Bestäubung durch Insecten.

---

1) Ueber die Lage der Narbenlappen zu den Placenten bei verschiedenen Pflanzen vergl. Brown, Botan. Zeitg. 1843, p. 193.

Nicht selten sind die Nectarien weiter nichts als drüsig ausgebildete Gewebestellen an den Blättern oder Axentheilen der Blüthe, häufig springen sie als Wülste zarteren Gewebes hervor, oder sie nehmen die Form von sitzenden oder gestielten Protuberanzen an, oder ganze Blattgebilde des Perianthiums, des Androeceums oder selbst des Gynaeceums verwandeln sich in eigenthümliche Gebilde zur Ausscheidung und Aufsammlung des Nectars. Da eine allgemein morphologische Behandlung dieser Organe ganz unthunlich ist[1], so mögen einige Beispiele den Anfänger darauf hinweisen, wo er in verschiedenen Blüthen die Nectarien zu suchen hat: auf der Innenseite der Hüllblätter über der Basis finden sich die Nectarien bei Fritillaria imperialis als seichte Gruben, aus denen grosse klare Nectartropfen hervortreten, als drüsiger Ringwulst in dem gamophyllen Perigon von Eleagnus fusca (Fig. 384 *d*), an der Basis der Staubfäden als drüsige schwache Protuberanzen bei Rheum (Fig. 391 *dr*), an der Basis des oberständigen Fruchtknotens aussen als ringförmige Schwiele bei Nicotiana, als fleischiges Polster auf der Aussenseite der über dem unterständigen Fruchtknoten zusammengewölbten Carpellblasen bei den Umbelliferen (Fig. 383 *h*, *h*), ähnlich an der Basis des Griffels

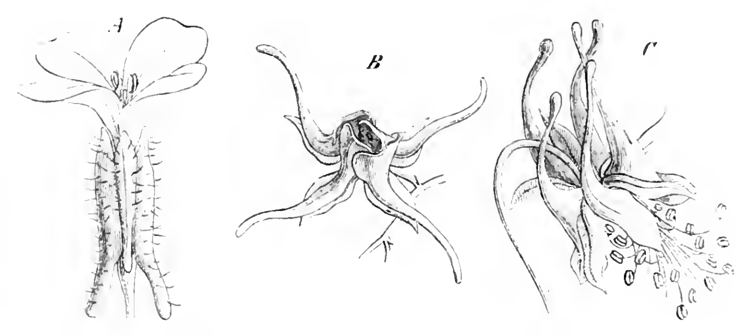



Fig. 396. Blüthen mit Spornbildungen an den Kelchblättern (*A*) und den Corollenblättern (*B*, *C*): *A* Biscutella hispida, *B* Epimedium grandiflorum, *C* Aquilegia canadensis.

bei den Compositen (Fig. 393); als Wucherung der Blüthenaxe (des Torus) erscheint das Nectarium in Form eines Ringwalls unter dem Fruchtknoten bei Citrus, Cobaea scandens, den Labiaten, Ericaceen (Fig. 387 *d*, 390 *A*, *x*) u. a., in Form von vier oder sechs rundlichen oder keuligen Auswüchsen oder Warzen bei den Cruciferen, Fagopyrum zwischen den Filamenten u. s. w.; ein abortirtes Staubblatt wird zu einem Nectarium bei den Gesneraceen, das ganze Androeceum der weiblichen, das Gynaeceum der männlichen Blüthe ist ersetzt durch ein Nectarium bei Cucumis Melo u. a. — Im Allgemeinen finden sich die Nectarien tief unten zwischen den anderen Blüthentheilen, und wenn sie Saft ausscheiden, so sammelt er sich im Grund der Blüthe an (Nicotiana, Labiaten); nicht selten sind aber für diesen Zweck besondere hohle Behälter ausgebildet, so vor Allem häufig die Aussackungen von Perigonblättern (Fig. 396), die sogen. Sporne; bei Viola bildet nur ein Blumenblatt einen hohlen Sporn, in welchen die beiden Auswüchse zweier Staubblätter hinabragen, die den Nectar abscheiden. Die becherförmigen gestielten Petala von Helleborus, die ungefähr schuhförmigen von Nigella schei-

1) Ueber die anatomischen Verhältnisse der Nectarien und die Art, wie der Saft ausgesondert wird, vergl. Jürgens: botan. Zeitg. 1873, p. 711.

den am Grunde ihres Hohlraumes Nectar ab, der sich in diesem ansammelt u. s. w.

8) Die Samenknospe der Angiospermen besteht gewöhnlich aus einem deutlich entwickelten, zuweilen selbst sehr langen Stiel oder Funiculus (Opuntia, Plumbagineen), der aber auch zuweilen ganz fehlt (Gramineen), und einem oder zwei Integumenten, welche den Knospenkern umgeben; ein Integument haben die meisten gamopetalen Dicotyledonen u. a.; zwei fast sämmtliche Monocotyledonen; nicht selten entsteht später noch eine dritte Hülle, der Samenmantel (arillus, z. B. bei Myristica, Evonymus, Asphodelus luteus, Aloë subtuberculata). — Gerade oder atrop ist die Samenknospe oft dann, wenn sie als Schlussgebilde der Blüthenaxe auftritt und der Funiculus kurz bleibt, wie bei den Piperaceen, Polygoneen; verhältnissmässig selten ist sie campylotrop, d. h. der Knospenkern sammt seinen Hüllen selbst gekrümmt, wie bei den Gramineen, Fluviales, Caryophylleen u. a.; ihre gewöhnliche Form bei den Angiospermen ist aber die anatrope, der Kern sammt den Hüllen rückläufig, vom Ende des Funiculus gegen dessen Basis hin gewendet, dieser die Mikropyle zukehrend (Fig. 382 *E*, 383); in diesem Fall wird der an der einen Seite der Samenknospe hinlaufende und mit ihr verwachsene Funiculus als Raphe bezeichnet. — Die Mikropyle wird häufig, zumal bei den Monokotylen nur von dem den Knospenkern überragenden inneren Integument gebildet, nicht selten, besonders bei den Dicotylen, wächst aber das äussere Integument noch über die Mündung des inneren hinauf, und der Mikropylencanal wird dann am äusseren Ende (Exostom) von dem äusseren, an seinem inneren Theil (Endostom) vom inneren Integument gebildet. — Sind zwei oder drei Integumente vorhanden, so entsteht immer das innerste zuerst, dann das äussere, und endlich, meist viel später das dritte, der Arillus, die Entstehungsfolge ist also bezüglich der Axe der Samenknospe basipetal. — Die Querzone, aus welcher das einzige oder die beiden eigentlichen Integumente entspringen, wird als Chalaza (besser als Knospengrund) bezeichnet.

Die Integumente sind meist nur wenige Zellschichten dick und erscheinen besonders dann, wenn sie einen umfangreichen Knospenkern umhüllen, als Häute (Fig. 382 *E*); entwickelt sich aber nur ein Integument, so bleibt der Knospenkern gewöhnlich sehr klein, während das Integument dick, massig wird, den Kern weit überragt und vor der Befruchtung die Hauptmasse der Samenknospe darstellt, wie Hippuris (Fig. 360), den Umbelliferen (Fig. 383) und Compositen (Fig. 393).

Ueber die Entwickelungsgeschichte der einzelnen Theile der Samenknospe bestehen noch manche Zweifel; als sicher oder sehr wahrscheinlich lässt sich Folgendes angeben: bei der Bildung aufrechter, gerader, atroper Samenknospen erhebt sich das Axenende der Blüthe innerhalb des Fruchtknotens als eine rundliche oder conisch-eiförmige Protuberanz, die an sich schon den Knospenkern darstellt, und aus deren Basis zunächst ein Ringwall hervorwächst, der schliesslich jenen ganz umhüllt und ihn als Integument überragt; kommt noch ein zweites (äusseres) Integument hinzu, so entsteht dieses auf ähnliche Weise unterhalb des ersten und umwächst dieses (Piperaceen, Polygoneen u. a.). — Die später anatrope Samenknospe kann anfangs einen geraden oder nur wenig gekrümmten Gewebezapfen darstellen, wie Fig. 397 *I*, der sich aber an der Stelle, wo das erste oder einzige Integument aus ihm hervorsprosst, alsbald deutlich einkrümmt (*II*, *III*, *IV*); der

von den Integumenten umfasste Scheiteltheil bildet dann den Kern, während der unter jenen liegende Basaltheil den Funiculus darstellt. Bei der weiteren Ausbildung der Integumente wird die Krümmung immer stärker, der Kern endlich rückläufig, noch bevor das äussere ganz ausgebildet ist; dem entsprechend entwickelt sich dieses auch an der der Raphe zugekehrten Seite nicht, sondern legt sich auf die freien Theile der Samenknospe, rechts und links an der Raphe hinwachsend (Fig. 397 *V*, *VI*, *VII*). — Cramer hat zuerst hervorgehoben, dass

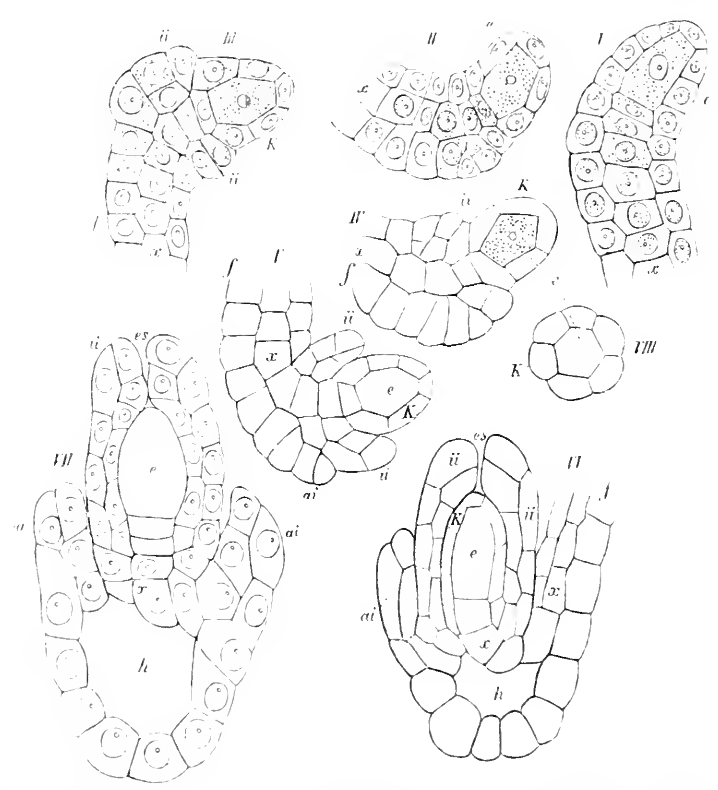



Fig. 397. Orchis militaris: Entwickelung der Samenknospen (550): die Entwickelungsfolge in der Reihenfolge der Zahlen *I*–*VII*. — *VIII* ist Querschnitt von *I*. — *I*–*VI* sind von der Seite und im optischen Längsschnitt gesehen, *VII* von vorn, der Funiculus würde hinten liegen. — Es bedeutet *x x* die axile Zellreihe, die obere Zelle derselben wird zum Embryosack *e*; *f* der Funiculus; *i i* das innere, *ai* das äussere Integument; *K* der Knospenkern, *es* die Mikropyle. — *h* ein Intercellularraum. — Bei *VII* hat der Embryosack *e* die Gewebeschicht des Knospenkerns völlig verdrängt.

anatrope Samenknospen auch auf andere Art entstehen können (und wahrscheinlich ist dies der gewöhnliche Fall), indem der Knospenkern unter dem Scheitel des jungen zapfenartigen Trägers (Funiculus) als seitliches secundäres Zäpfchen hervorwächst, um sich später nach der Basis des ersteren zurückzukrümmen; diese stärkere Rückwärtskrümmung erfolgt, während das einzige oder innere Integument vom Gipfel des Funiculus aus den Kern umwächst, worauf das zweite Integument, wenn ein solches sich bildet, vom Scheitel des Trägers her den freien Theil umhüllt (vergl. Fig. 398 *B*, *C*). Zwar äussert Köhne[1]) Zweifel über die

1) Köhne: Ueber die Blüthenentwickelung bei den Compositen (Berlin 1866).

wirklich seitliche Entstehung des Knospenkerns, nicht nur bei den Compositen, sondern auch bei Solanum, Hedera, Fuchsia, Begonia u. a.); ich hatte aber an Compositen Gelegenheit, zahlreiche diesbezügliche Entwickelungszustände zu sehen und mich nicht nur davon zu überzeugen, dass der Funiculus neben dem Scheitel der Blüthenaxe entsteht, sondern auch davon, dass der Knospenkern bei seinem ersten Sichtbarwerden seitlich unter dem Scheitel des Funiculus steht. Möglich, dass die Auffindung besonders günstiger Objecte die letzten Zweifel in dieser Frage lösen wird[1]. Für eine Reihe anderer Fälle hat Cramer nachgewiesen, dass bei monströser Blüthenentwickelung mannigfach abgestufte Metamorphosen von Samenknospen vorkommen, welche auch auf diesem Wege zu dem Schlusse führen, dass der Knospenkern in diesen Fällen ein seitliches Gebilde am Träger der Samenknospe ist. Delphinium elatum, dessen Sammenknospen aus

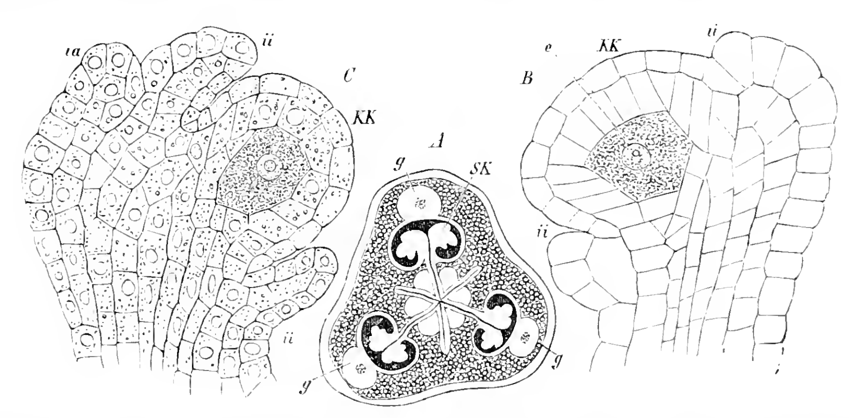



Fig. 398. Funkia cordata. *A* (Querschnitt des jungen oberständigen Fruchtknotens, dieser ist dreifächerig, in jedem Fach sind zwei Samenknospen *SK* sichtbar, die aus den umgeschlagenen Carpellrändern hervorwachsen (*g* Gefässbündel von hellem Parenchym umgeben. — *B* und *C* zwei auf einander folgende Jugendzustände der Samenknospe im optischen Längsschnitt derselben; *KK* Gewebe des Knospenkerns, *ii* inneres Integument, *ia* äusseres Integument, *e* Embryosack. *A* ist schwach, *B*, *C* sehr stark vergr.

den Carpellrändern entspringen, zeigt bei Misbildungen, wie das Carpell sich in ein offenes, flaches, fiedertheiliges Blatt umwandelt, dessen Lappen die metamorphosirten Samenknospen sind; der Knospenkern entspringt hier auf der Ober- (Innen-) seite des Blattlappens, der den veränderten Funiculus sammt dem Integument darstellt; Aehnliches fand er bei Melilotus, Primula chinensis und den Umbelliferen[2]. Gestützt auf diese und andere Thatsachen und unter der Annahme, dass die Samenknospe überhaupt niemals ein Terminalgebilde der Blüthenaxe sei, kam Cramer[3] zu der Ansicht: das Pflanzenei (die Samenknospe) ist entweder ein metamorphosirtes Blatt oder ein metamorphosirter Blatttheil (Blattzipfel oder ein Auswuchs der Blattoberfläche); er halte für ein ganzes Blatt die Samenknospe der Primulaceen und der grossen Familie der Compositen und vermuthe, das Näm-

1) Schenk schreibt mir jedoch: »was bei den Compositen sehr plausibel scheint, ist bei anderen Familien sicher nicht der Fall: der Knospenkern ist nicht seitlicher Spross der ursprünglichen Anlage, sondern diese selbst wird zum Knospenkern«.

2) Vergl. auch H. v. Mohl: Vermischte Schriften. Taf. I, Fig. 27—29.

3) Cramer: Bildungsabweichungen bei einigen wichtigeren Pflanzenfamilien und die morph. Bedeutung des Pflanzeneies (Zürich 1869, p. 120), wo auch die Literatur dieses Gegenstandes sorgfältig behandelt ist.

liche werde sich bei genauerem Nachsehen auch für andere Pflanzen darthun lassen, besonders für solche, die ein einziges, »angeblich terminales Ei« in der Blüthe besitzen sollen, wie Urtica (Taxus), vielleicht auch für die Dipsaceen u. s. w. Der Eikern sei in diesem Falle eine Neubildung auf dem Ovularblatt, der Funiculus entspreche der Basis, die Integumente entsprechen dem ein- oder zweimal becher- oder kapuzenförmig um den Knospenkern erhobenen oberen Theil desselben; dagegen halte er für blosse Blatttheile (Blattzipfel oder Auswüchse der Blattoberfläche) alle diejenigen Samenknospen, die einzeln oder zu mehreren am Rand oder auf der Oberfläche von Carpellarblättern entspringen, wie bei den Cycadeen, Abietineen (?), Liliaceen, Umbelliferen, Ranunculaceen, Resedaceen, Cruciferen Leguminosen u. s. w.; hier sei der Knospenkern eine Neubildung an diesem Lappen, der Funiculus entspreche der Basis, die Hüllen entsprechen dem ein- bis zweimal becherförmig um den Eikern erhobenen oberen Theil desselben: nur bei den wenigen Pflanzen mit hüllenlosen Samenknospen entspreche der nackte Kern, die Samenknospe in ihrer Totalität, eben diesen Lappen des Fruchtblattes. — Ich habe mich diesen Ansichten Cramer's in der ersten Auflage dieses Buchs nur mit Vorbehalt bezüglich der Orchideen angeschlossen, besonders weil ich damals auf die morphologische Gleichartigkeit des Knospenkerns bei allen Phanerogamen glaubte Werth legen zu müssen: dieser Grund hat für mich, nach weiterer Erwägung, seine Bedeutung verloren, und ich finde mich um so mehr veranlasst, den Samenknospen je nach ihrer Entstehung und Stellung verschiedene morphologische Bedeutung zuzuschreiben, als von Magnus, Rohrbach, Hanstein und Schmitz[1] gezeigt wurde, dass bei den Piperaceen, Najadeen (?) die Samenknospen als Terminalgebilde der Blüthenaxe sich entwickeln, und dass bei Najas die terminale Samenknospe sogar anatrop wird; ich finde in diesen Angaben nicht nur die Bestätigung eigener Beobachtungen an Chenopodeen und Polygoneen, sondern sie berechtigen auch zu der Annahme, dass die schon früher von Payer als terminal beschriebenen Samenknospen wirklich solche sind. — Da es sich indessen hier nicht um eine ausführliche Begründung theoretischer Sätze handelt, so genüge es einstweilen, die verschiedenen Vorkommnisse übersichtlich zusammenzustellen.

Bezüglich der Stellungsverhältnisse sind zunächst zu unterscheiden:

I. Carpellbürtige Samenknospen, welche aus den Fruchtblättern entspringen, und zwar als:

1) randständige, aus den eingeschlagenen Rändern der Carpelle (Fig. 385, 386, 387, 390):

2) flächenständige, aus der Innenfläche der eingeschlagenen Fruchtblatthälften hervorwachsend, wie es scheint, immer mit Freilassung des Mittelnerven des Fruchtblattes (so z. B. Fig. 357, 382);

3) Axelständige oder grundständige, aus der Basis der Carpelloberseite oder aus der Axel des Carpells entspringend (Ranunculus, Sedum, Zanichellia) nach Warming[2].

---

[1] Diese Arbeiten sind weiter oben citirt.

[2] Vergl. Warming: recherches sur la ramification des Phanerogames. Kopenhagen 1872, p. XXII. Taf. XI, Fig. 1—10. — Axelständige Samenknospen sind ebenso wenig für »Sprosse, Caulome« zu halten, wie die axelständigen Sporangien der Lycopodiaceen und Selaginellen.

II. Axenbürtige Samenknospen, welche aus der Verlängerung der Blüthenaxe innerhalb des Fruchtknotens entspringen, wobei die Carpelle selbst steril sind; und zwar sind jene:

4) lateral, wenn sie neben oder unter dem Scheitel der Blüthenaxe entstehen, die sich entweder als Säule erhebt und zahlreiche Samenknospen trägt, wie bei Fig. 392, oder nach Bildung einer solchen zu wachsen aufhört, so dass diese scheinbar terminal sein kann (wie bei Fig. 393);

5) terminal, wenn die Scheitelregion der Blüthenaxe selbst zum Knospenkern wird (wie in Fig. 391, ferner bei Piperaceen, Najas (?) u. a.).

Es muss nun in jedem einzelnen Falle entschieden werden, welchem dieser Typen die Samenknospen einer gegebenen Pflanze angehören; jedenfalls sind die carpellbürtig randständigen bei den Angiospermen die bei weitem häufigsten, während die flächenständigen so wie die axenbürtigen nur einzelnen Familien oder Gattungen angehören. Vergleicht man diese Vorkommnisse mit denen bei den Gymnospermen, so gehören die Samenknospen der Cycadeen zu den blattbürtig randständigen, die vieler Cupressineen zu den flächenständigen, ferner sind axenbürtig terminal oder lateral die von Taxus, lateral von Salisburya.

Mit den Stellungsverhältnissen ist nun im Allgemeinen auch die morphologische Bedeutung der Samenknospen gegeben: die terminalen sind eben als Schlussgebilde der Axe, die lateralen als Aequivalente ganzer Blätter, die randständigen als Blattverzweigungen (als Lacinien, Fiedern, Lappen) zu betrachten; die flächen- und axelständigen können in die Kategorie solcher Blattauswüchse, wie sie bereits in Form der Sporangien bei den Lycopodiaceen auftreten, gerechnet werden. — Die Samenknospen der Orchideen aber dürfen (gleich den Sporangien der Polypodiaceen und Rhizocarpeen) in die Kategorie der Trichome gehören, insofern sie aus einzelnen Oberflächenzellen der wandständigen Placenten (nach Hofmeister) entstehen und des Fibrovasalstrangs im Funiculus entbehren. Mit diesen Deutungen stimmt das Vorkommen der Missbildungen insofern überein, als die axenbürtig lateralen und die blattbürtig randständigen Samenknospen oft genug in Blattgebilde von gewöhnlicher Form sich umwandeln, was bei den terminalen Samenknospen, den flächenständig carpellbürtigen und denen der Orchideen nicht vorzukommen scheint.

Diese Bemerkungen betreffen einstweilen nur die Samenknospe als Ganzes; es wurde aber schon oben bei der Theorie Cramer's auf das morphologisch verschiedene Verhalten des Knospenkerns und der übrigen Theile (Funiculus und Integument) hingewiesen: Missbildungen, welche in dieser Beziehung sogar lehrreicher sind als die normale Entwickelung, führten Cramer zu dem Resultat, dass da, wo die Samenknospe als seitliche Auszweigung eines Blattes oder selbst als Aequivalent eines ganzen Blattes erscheint, der Träger (Funiculus) und die Integumente zusammen dem Blattgebilde entsprechen, an welchem der Knospenkern als seitlicher Auswuchs hervortritt, während die Integumente als kapuzenförmig über diesen hinwachsende Lamina des Blattes sich geltend machen.

Zuweilen sind die Samenknospen rudimentär; denen der Balanophoren und Santalaceen fehlen die Integumente, der Kern ist nackt und bei manchen Arten

selbst nur aus wenigen Zellen zusammengesetzt. Bei den Loranthaceen[1] kommt es überhaupt nicht mehr zur Bildung einer äusserlich begrenzten, abgegliederten Samenknospe: hier hört das Ende der Blüthenaxe auf fortzuwachsen, sobald die Carpelle angelegt sind, die unter einander so verwachsen, dass von einer Fruchtknotenhöhle kaum noch die Rede sein kann; nur die Entstehung der Embryosäcke in dem axilen Theil des Gewebes des unterständigen Fruchtknotens zeigt, dass diese Stelle der Samenknospe entspricht, und da mehr als ein Embryosack entsteht, bleibt es sogar zweifelhaft, ob diese Gewebemasse als Aequivalent einer oder mehrerer Samenknospen zu betrachten ist.

9) Der Embryosack[2]) entsteht durch frühzeitig eintretende Vergrösserung einer ungefähr im Centrum des jungen Knospenkerns liegenden Zelle, während das sie umgebende Gewebe kleinzellig bleibt und noch lange im Zustande des Urmeristems verharrt, um das noch fortdauernde Wachsthum der ganzen Samenknospe zu vermitteln. Bei den Orchideen, wo sie sehr einfach gebaut ist (Fig. 397), besteht die junge Samenknospe aus einer einfachen Zellenschicht, welche eine axile Zellreihe umhüllt; die vorderste Zelle dieser letzteren bildet sich zum Embryosack um und beginnt schon sich zu vergrössern, noch bevor die Integumente aus der peripherischen Schicht hervorwachsen; Hofmeister ist geneigt, dieses Schema auf sämmtliche Samenknospen anzuwenden und den Embryosack überall aus einer Zelle einer axilen, die Samenknospe durchziehenden Zellreihe hervorgehen zu lassen. Der Nachweis einer solchen axilen Zellreihe ist indessen bei den sehr kleinzelligen Samenknospen besonders der Dicotylen sehr schwierig, und selbst unter den Monocotylen scheint das Orchideenschema nicht überall zu passen, wie Fig. 398 für Funkia wahrscheinlich macht. — An die Verhältnisse bei Taxus unter den Gymnospermen erinnernd, kommt auch bei Angiospermen der Fall vor, dass anfangs mehrere Embryosäcke angelegt werden; so nach Tulasne bei den Cruciferen, wo aber doch auch nur einer zu voller Ausbildung gelangt. Die Mehrzahl der Embryosäcke im Fruchtknoten von Viscum kann nicht ohne Weiteres hierher gerechnet werden, da man bei dem Mangel aller Abgliederung der Samenknospe nicht weiss, ob die betreffende Gewebemasse des Fruchtknotens als Aequivalent einer oder mehrerer Samenknospen zu betrachten sei.

Das weitere Verhalten des Embryosackes der Angiospermen ist von dem der Gymnospermen vielfach verschieden; bei jenen bleibt er bis nach der Befruchtung von einer dicken Lage des Knospenkerngewebes umgeben, er ist dort verhältnissmässig klein und von einer mächtig entwickelten Kernwarze überragt; bei den Angiospermen zeigt der Embryosack schon vor der Befruchtung ein lebhaftes Wachsthum; er verdrängt das ihn umgebende Gewebe des Knospenkerns gewöhnlich so weit, dass er nur von einer dünnen Lage desselben umgeben bleibt oder mit der Innenfläche des inneren Integumentes selbst in Berührung kommt, wie bei den Orchideen (Fig. 397 *VII*); in solchen Fällen bleibt oft noch das Gewebe der Kernwarze erhalten (Aroideen u. a.), nicht selten aber tritt der Scheitel des Embryosackes dieses zerstörend frei hervor; er ragt dann in die Mikropyle

1) Hofmeister: Neue Beiträge I. (Abh. d. K. sächs. Ges. d. Wiss. VI).

2) Das Folgende meist mit Zugrundelegung von Hofmeister's Neuen Beiträgen (Abh. der K. sächs. Ges. der Wiss. VI und VII).

hinein (Crocus, Labiaten) oder wächst selbst aus dieser als langer Schlauch hinaus (Santalum). Häufig greift auch der mittlere und untere Theil des Sackes noch weiter um sich; bei vielen gamopetalen Dicotyledonen treibt er blinddarmartige Fortsätze, welche in das Gewebe des Integuments zerstörend eindringen, wie bei manchen Labiaten, Rhinanthus, Lathraea. — Während dieser Wachsthumsvorgänge wird das anfangs den ganzen Sack erfüllende Protoplasma vacuolig, es entsteht ein grosser Saftraum, umgeben von einer wandständigen Protoplasmamasse, die sich besonders in der Scheitelwölbung und im Grunde des Embryosackes anhäuft; von dem den Zellkern einhüllenden Protoplasma strahlen Stromfäden aus.

Nach Eintritt dieses Zustandes, aber noch lange vor der Befruchtung und selbst vor der Ausbildung der Eizellen, entstehen bei vielen Angiospermen im Grunde des Sackes durch freie Zellbildung einige oder mehrere Zellen, die Hofmeister als »Antipoden der Keimbläschen« bezeichnet; ihr Auftreten ist selbst innerhalb enger Verwandtschaftskreise inconstant; sie betheiligen sich nicht an der späteren Bildung des bleibenden Endosperms, sondern werden von diesem ein- oder ausgeschlossen (Ranunculaceen, Mirabilis u. a.) oder aufgelöst (Crocus, Colchicum). Schon in der 1. Auflage dieses Buches sprach ich die Ansicht aus, diese wenigen Zellen möchten als das wahre Aequivalent des Endosperms der Gymnospermen zu betrachten sein.

In der Protoplasmaansammlung, welche die Scheitelwölbung des Embryosackes erfüllt, entstehen durch freie Zellbildung diejenigen Körper, welche durch die Befruchtung zur Embryobildung veranlasst und gewöhnlich als Keimbläschen bezeichnet werden. In selteneren Fällen entsteht nur ein solches, wie bei Rheum undulatum, wo es eine runde Primordialzelle mit grossem Kern darstellt und in der engen Scheitelwölbung des Embryosackes verborgen ist; da sich aus dieser Zelle nach der Befruchtung sofort der Vorkeim und an diesem der Embryo bildet, so muss sie ohne Weiteres als Eizelle in dem Sinne wie bei den Kryptogamen aufgefasst werden. Gewöhnlich aber entstehen zwei Keimbläschen oder Keimkörper dicht neben einander im Embryosack, und in diesem Falle sind sie meist nicht rund, sondern länglich, eiförmig, selbst stark verlängert, gewöhnlich mit dem einen schmaleren Ende der Haut des Sackes dicht angeschmiegt, an dem anderen gerundeten kernhaltigen Ende frei, in den Raum desselben hineinragend. In einigen, nicht zahlreichen Gattungen sind die beiden Keimbläschen besonders stark verlängert und eigenthümlich organisirt: so bei Watsonia, Santalum, Gladiolus, Crocus, Zea, Sorghum[1]; während ihr unteres den Zellkern enthaltendes, nacktes Ende sich abrundet und das gewöhnliche Aussehen einer Primordialzelle darbietet, ragt das andere Ende (besonders auffallend bei Watsonia und Santalum) als dünne schlauch- oder schwanzartige Verlängerung in die Mikropyle hinein oder selbst über diese hinaus: an diesem Anhang beobachtet man eine stark hervortretende Längsstreifung, die, wie es scheint, aus Zellstoff besteht, über deren Natur aber noch Zweifel herrscht; Schacht hält den gestreiften Anhang der Keimbläschen für ein besonderes Organ, welches er Fadenapparat nennt, und dem er eine vermittelnde Rolle bei der Befruchtung zuschreibt; nach ihm ragen die beiden Fadenapparate aus der durchbohrten Spitze des Embryosackes hinaus, während Hofmeister annimmt, sie seien noch von einer Ausstülpung des letzteren überzogen,

1) Schacht: Jahrb. f. wiss. Bot. I und IV; Hofmeister l. c. Bd. VII, p. 675.

und die Streifung sei eine eigenthümliche Verdickung dieser Hautstelle des Embryosackes selbst, eine Ansicht, die jedoch wenigstens für Watsonia und Santalum kaum haltbar scheint. Nur der untere, gerundete Theil der beiden Befruchtungskörper verhält sich nach dem Eintreffen des Pollenschlauchs an den Fadenapparaten derselben wie eine Eizelle: bei Santalum kommt es nach Schacht ebenso oft vor, dass beide, wie dass nur einer zur Embryobildung fortschreitet; gewöhnlich aber verkümmert der eine ganz, die Fadenapparate betheiligen sich nicht an der durch die Befruchtung hervorgerufenen Entwickelung; sie werden nach Schacht bei Santalum album sogar durch eine im Embryosackscheitel auftretende Querwand von den unteren Theilen abgetrennt. Pringsheim und Strasburger haben darauf hingewiesen, dass der Fadenapparat der Canalzelle im Archegonium der Kryptogamen entspreche; bei dieser auch mir wahrscheinlichen Deutung würde also jedes der beiden »Keimbläschen« dem wesentlichen Inhalt eines Archegoniums (vergl. z. B. Salvinia) entsprechen, der untere, gerundete, entwickelungsfähige Theil der Eizelle, der obere Anhang der Canalzelle, die hier erst nach der Befruchtung von jener sich abtrennt; das sehr vereinzelte Vorkommen des Fadenapparats bei den Angiospermen würde kaum einen Einwand gegen diese Deutung begründen, da es sich hier, wie bei den »Antipoden der Keimbläschen« um rudimentär gewordne Organe handelt, bei denen auch sonst starke Variation und Inconstanz des Vorkommens beobachtet wird. — Bei der weit überwiegenden Mehrzahl der Mono- und Dicotylen fehlt der Fadenapparat der »Keimbläschen«, die auch hier fast immer in Zweizahl (selten zu dreien) auftreten; sie liegen gewöhnlich schief über einander, eines in die Scheitelwölbung des Embryosackes dicht eingeschmiegt, das andere weiter abwärts und seitwärts, aber jenem mit breiter Fläche angedrückt, beide mit ihrem peripherischen Ende der Haut des Sackes adhärirend. Der befruchtete Pollenschlauch trifft, wie die Abbildungen Hofmeister's und Schacht's zeigen, gewöhnlich (vielleicht immer) auf das scheitelständige Keimbläschen, aber gerade dieses entwickelt sich nicht weiter, es geht zu Grunde, während das tiefer seitlich liegende, das der Pollenschlauch gar nicht berührt, den Vorkeim und an diesem den Embryo erzeugt; es scheint also, dass hier eines der beiden Keimbläschen die Function des Fadenapparats oder der Canalzelle übernimmt, während das andere die Eizelle darstellt; ja zuweilen ist das eine sogen. Keimbläschen, wie bei Funkia cordata (Fig. 399 $x$) schon vor der Befruchtung desorganisirt; es gleicht einem Klumpen körnigen zähen Schleims und nach den Abbildungen Hofmeister's zu urtheilen, scheint Aehnliches auch sonst vorzukommen. Jedenfalls kann nur die eine, den Embryo erzeugende Zelle als Ei

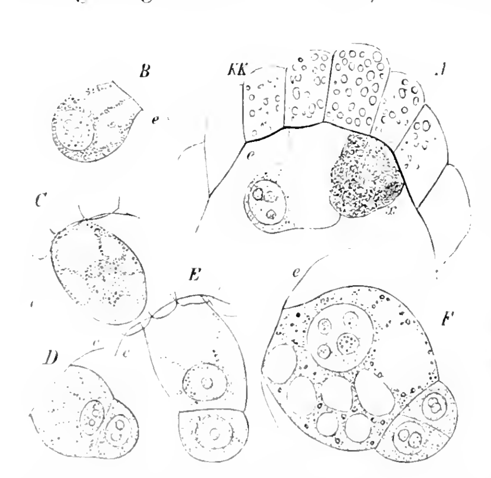


Fig. 399. Funkia cordata: *A* Scheitel des Embryosackes *e* bedeckt mit einer Zellenanlage des Knospenkerns *KK*; *x* das nicht befruchtungsfähige »Keimbläschen«, daneben die eigenthümlich geformte Eizelle mit ihrem Kern. — *B*, *C* Eizellen vor, *D*, *E* solche nach der ersten Theilung; *F* der kugelige Vorkeim mit der zweizelligen Embryoanlage (550).

gelten, da die andere nicht nur zufällig, sondern regelmässig mit der Embryobildung überhaupt Nichts zu thun hat; ihre Function scheint wesentlich nur in der Ueberführung des befruchtenden Stoffs aus dem Pollenschlauch in die entwickelungsfähige Eizelle zu bestehen. Mit dieser zunächst nur die Function betreffenden Bemerkung ist indessen über die morphologische Deutung noch Nichts entschieden, und es bleibt einstweilen dahin gestellt, ob in diesen Fällen beide sogen. Keimbläschen den beiden von Santalum und Watsonia entsprechen, oder ob nicht vielleicht das eine der Destruction anheimfallende als abgetrennte Canalzelle, das andere als die zugehörige Eizelle aufzufassen sei.

In einzelnen Fällen findet sich auch bei den Angiospermen Polyembryonie, die aber auf andere Weise zu Stande kommt als bei den Gymnospermen; im Embryosack entstehen vor der Befruchtung bei Funkia caerulea, Scabiosa (nach Hofmeister) und bei Citrus zahlreiche Eizellen im wandständigen Protoplasma; sie werden durch das Eintreffen des Pollenschlauchs am Scheitel des Embryosackes zur Embryobildung angeregt, aber von den vielen Embryoanlagen, deren Zahl besonders bei Citrus sehr beträchtlich ist, gelangen nur wenige zur Keimfähigkeit.

10) Befruchtung[1]). Die auf der Narbe keimenden Pollenkörner treiben ihre Schläuche durch den Griffelcanal, wenn ein solcher vorhanden ist, oder gewöhnlicher durch das lockere leitende Gewebe im Innern des soliden Griffels hinab bis in die Fruchtknotenhöhle; nicht selten sowohl bei grundständig aufrechten (Fig. 391), wie bei hängend anatropen Samenknospen liegt die Mikropyle so dicht am Grunde des Griffels, dass der herabsteigende Pollenschlauch sofort in jene eintreten kann; häufiger indessen müssen die Pollenschläuche nach ihrem Eintritt in die Fruchtknotenhöhle noch weiter fortwachsend die Mündungen der Samenknospen aufsuchen, wobei sie durch verschiedene Vorrichtungen auf den rechten Weg geleitet werden; oft sind es papillöse Epithelien der Placenten oder anderer Wandstellen des Fruchtknotens, an denen die Pollenschläuche hinwachsen, bei unseren Euphorbien leitet sie ein Haarbüschel von der Basis des Griffels zur nahe gelegenen Mikropyle, bei den Plumbagineen bildet das leitende Griffelgewebe eine abwärts wachsende zapfenförmige Wucherung, die den Pollenschlauch bis in die Mikropyle hinabführt u. s. w.

Da jede Samenknospe zu ihrer Befruchtung einen Pollenschlauch aufnehmen muss, so richtet sich die Zahl derselben, die in den Fruchtknoten eindringen, im Grossen und Ganzen nach der Zahl der Samenknospen, welche dieser enthält; doch ist im Allgemeinen die Zahl der eindringenden Pollenschläuche grösser als die der Samenknospen; wo diese sehr zahlreich sind, ist daher die Zahl der Pollenschläuche eine grosse, so z. B. bei den Orchideen, wo man sie als seidenglänzende weisse Bündel selbst mit unbewaffnetem Auge im Fruchtknoten sehen kann.

Die Zeit, welche zwischen der Bestäubung und dem Eintreffen des Pollenschlauchs in der Mikropyle vergeht, hängt nicht blos von der oft sehr beträchtlichen Länge des Wegs (z. B. bei Zea, Crocus), sondern auch von specifischen Eigenschaften der Pflanze ab; so brauchen nach Hofmeister die Pollenschläuche von Crocus vernus, um den 5—10 Ctm. langen Griffel zu durchsetzen, nur 24

1) Ausser den oben cit. Arbeiten Hofmeister's vergl. die historische Darstellung desselben in Flora 1857, p. 125, wo die Literatur zusammengestellt ist.

bis 72 Stunden, die von Arum maculatum, die kaum einen Weg von 2—3 Millim. zurückzulegen haben, mindestens 5 Tage, die der Orchideen 10 Tage, oder selbst einige Wochen und Monate, während welcher Zeit sich im Fruchtknoten erst die Samenknospen ausbilden oder oft selbst erst angelegt werden.

Der Pollenschlauch ist gewöhnlich sehr eng und dünnwandig, so lange er sich rasch verlängert; in die Mikropyle eingedrungen verdickt sich seine Wand meist rasch und sehr beträchtlich, wie es scheint, vorwiegend durch Quellung, so dass das Lumen nur einen engen Canal darstellt; Hofmeister vergleicht ihn in diesem Zustand mit einer Thermometerröhre (so z. B. bei Lilien, Cacteen, Malven); zuweilen erweitert sich auch das Lumen des Schlauchs (Oenotheren, Cucurbitaceen). Der Inhalt besteht aus körnigem Protoplasma, meist gemengt mit zahlreichen Stärkekörnchen.

Innerhalb der Mikropyle trifft der Pollenschlauch entweder direct auf den nackten Scheitel des Embryosackes oder gar, wie bei Watsonia und Santalum auf die hinausragenden Fadenapparate der Eizellen; sehr häufig ist aber noch ein Theil des Gewebes der Warze des Knospenkerns erhalten, durch welches er sich nun noch den Weg bis zum Embryosack zu bahnen hat. Die Haut am Scheitel des letzteren ist oft erweicht und wird nicht selten von dem vordringenden Ende des Pollenschlauchs eingestülpt, bei Canna sogar durchbrochen.

Die Berührung des Schlauchs mit dem Scheitel des Embryosackes oder mit dem Fadenapparat der Eizellen genügt zur Uebertragung des Befruchtungsstoffes, deren Folgen gewöhnlich schon nach kurzer Zeit im Verhalten des Kerns des Embryosackes und der Eizelle bemerklich werden. Es kommt jedoch nicht selten vor, dass nach dem Eintreffen des Pollenschlauchs lange Zeit vergeht, bis die dadurch angeregte Entwickelung beginnt: mehrere Tage, selbst mehrere Wochen bei vielen Holzpflanzen, wie Ulmus, Quercus, Fagus, Juglans, Citrus, Aesculus, Acer, Cornus, Robinia, fast ein Jahr sogar bei americanischen Eichen (mit zweijähriger Samenreife); bei Colchicum autumnale trifft der Pollenschlauch spätestens Anfang Novembers am Embryosack ein, aber erst im Mai des nächsten Jahres beginnt die Embryobildung (Hofmeister.)

Schon das Eindringen der Pollenschläuche in das leitende Griffelgewebe und in die Fruchtknotenhöhle bringt oft weitgreifende Veränderungen in der Blüthe hervor; ist diese mit zartem Perigon versehen, so verliert es gewöhnlich schon um diese Zeit seine Turgescenz, es welkt, um später ganz abzufallen; unter den Liliaceen ist es eine verbreitete Erscheinung, dass schon vor der Befruchtung der Samenknospen der Fruchtknoten lebhaft zu wachsen beginnt (Hofmeister); bei den Orchideen wird durch die Bestäubung nicht nur der Fruchtknoten zu einem lebhaften, oft lange dauernden Wachsthum veranlasst, sondern die Samenknospen selbst werden erst in Folge dessen befruchtungsfähig, in manchen Fällen sogar erst ihre Entstehung aus den sonst steril bleibenden Placenten eingeleitet (Hildebrand; vergl. über Sexualität im III. Buch).

11) Folgen der Befruchtung im Embryosack; Bildung des Endosperms und des Embryo. Die erste im Embryosack sichtbar werdende Folge der Befruchtung ist (wie Hofmeister gezeigt hat) das Verschwinden des Kerns desselben; erst später wird auch an der Eizelle (s. oben) die Wirkung des Pollenschlauchs bemerklich: sie umgiebt sich mit einer Zellstoffhaut, falls sie eine solche nicht schon vor der Befruchtung besass, wie es nach dem genannten

Forscher zuweilen (Nuphar, Tropaeolum, Rhianthus, Funkia, Crocus) vorkommt. — Sehr häufig noch vor der Theilung der Eizelle, spätestens während der Umbildung derselben in den Vorkeim, beginnt die Endospermbildung: bei allen Monocotyledonen und den meisten Dicotylen entstehen die Endospermzellen durch freie Zellbildung, gleichzeitig in grosser Zahl innerhalb des protoplasmatischen Wandbelegs des Sackes; sie sind anfangs kugelig und ohne Zusammenhang unter einander (Fig. 401); wenn sie sich vergrössern, können diese primären Endospermzellen den Sack sofort ausfüllen, indem sie seitlich sich berühren und in der Mitte zusammentreffen (Asclepiadeen, Solaneen), oder es entstehen innerhalb der ersten wandständigen Zellenschicht nochmals neue Endospermzellen durch freie Bildung, während jene schon in Vermehrung durch Theilung begriffen sind; sie lagern sich diesen innen an, bis der ganze Raum des Sackes ausgefüllt ist; nimmt dieser an Umfang sehr beträchtlich zu, wie z. B. bei grosssamigen Papilionaceen, Ricinus u. a., so tritt die Erfüllung mit Endosperm erst spät ein, die Mitte des Sackes ist mit einer klaren Vacuolenflüssigkeit im unreifen Samen erfüllt; in dem zu ungeheurer Grösse heranwachsenden Embryosack der Cocosnuss bleibt diese Flüssigkeit (die sogen. Cocosmilch) sogar bis zur vollen Samenreife erhalten, indem das Endospermgewebe nur eine mehrere Millimeter dicke Schicht darstellt, welche die Innenseite der Samenschale auskleidet. — Sehr enge gestreckte Embryosäcke kleinsamiger Pflanzen werden schon durch eine einfache Längsreihe frei entstandener Zellen ausgefüllt, wie bei Pistia und Arum. Bei einer grossen Zahl dicotyler Pflanzen (z. B. Loranthaceen, Orobanchen, Labiaten, Campanulaceen u. a.) mit engen, schlauchförmig langen Embryosäcken theilt sich der Raum des Embryosackes zunächst durch zwei Querwände, worauf in allen oder einzelnen der so durch Theilung entstandenen Zellen weitere Theilungen eintreten, aus denen das Endospermgewebe hervorgeht, das hier nicht selten nur bestimmte Stellen des Embryosackes erfüllt, oder der Sack theilt sich durch eine Querwand in zwei Tochterzellen, deren obere die Embryoanlage enthält und durch freie Zellbildung Endosperm in geringem Quantum erzeugt (Nymphaea, Nuphar, Ceratophyllum, Anthurium)[1]. — Nur bei wenigen Familien ist die Endosperm-

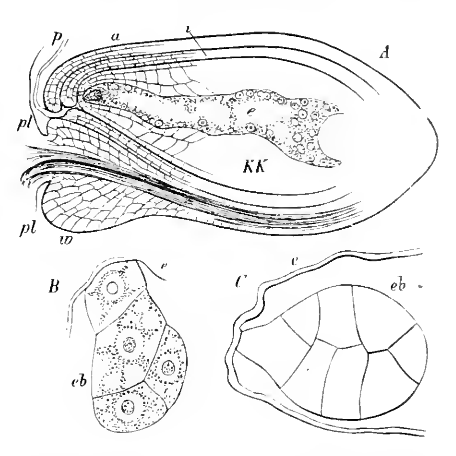



Fig. 400. Viola tricolor: *A* Längsschnitt der anatropen Samenknospe nach der Befruchtung; *pl* die Placenta, *w* Wulst an der Raphe, *a* äusseres, *i* inneres Integument: *p* der in die Mikropyle eingedrungene Pollenschlauch, *e* der Embryosack, er enthält (links) den Embryo und zahlreiche junge Endospermzellen. — *B* und *C* die Scheitelwölbung zweier Embryosäcke *e*, mit dem daran gehefteten Embryo *eb*, dessen Embryoträger in *B* zweizellig ist.

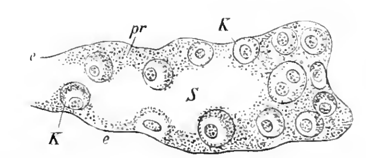



Fig. 401. Viola tricolor, hinterer Theil des Embryosackes; *e* die Haut desselben, *S* der Saftraum, *K* junge Endospermzellen, im Protoplasma *pr* entstanden.

1) Weiteres über diese von Hofmeister beschriebenen Verhältnisse s. unten in der Charakteristik der Dicotyledonen.

bildung rudimentär, auf das vorübergehende Erscheinen einzelner freier Zellkerne oder Zellen beschränkt, so bei Tropaeolum, Trapa, Najadeen, Alismaceen, Potamogetoneen, Orchideen; bei Canna scheint selbst diese rudimentäre Endospermbildung zu unterbleiben.

Während der Endospermbildung vergrössert sich gewöhnlich der Umfang des Embryosackes, er verdrängt dabei das ihn etwa noch umgebende Gewebe des Knospenkerns; nur in einzelnen Fällen bleibt letzteres ganz oder theilweise erhalten; es füllt sich mit Nahrungsstoffen, gleich dem Endosperm und vertritt dieses als Reservestoffbehälter für den Keim; bei den Scitamineen (Canna) ist dieses Gewebe, das Perisperm, sehr reichlich entwickelt, das Endosperm fehlt ganz; bei den Piperaceen und Nymphaeaceen ist dagegen im reifen Samen ein kleines Endosperm vorhanden, das aber in einer Ausbuchtung des viel massenhafteren Perisperms liegt.

Während das vom Embryosack umgebene Endosperm an Umfang zunimmt, bildet sich aus den Integumenten die Samenschale, welche dem Wachsthum desselben im Umfang folgt; bei Crinum capense (und einigen anderen Amaryllideen) aber zersprengt das fortwachsende Endosperm nach Hofmeister die Samenschale und sogar die Wand des Fruchtknotens, seine Zellen erzeugen Chlorophyll, das Gewebe bleibt saftig und bildet Intercellularräume (was sonst nicht geschieht), bei Ricinus erfolgt erst bei der Keimung des reifen, in feuchter Erde liegenden Samens ein ähnliches Wachsthum, welches die Samenschale zersprengt (Mohl) und das vorher eirunde etwa 8—10 Millim. lange Endosperm zu einem 20—25 Mm. langen flachen breiten Sack umformt, der die heranwachsenden Keimblätter so lange umgiebt, bis diese ihm sämmtliche Nährstoffe entzogen haben.

Bei den Monocotyledonen und vielen Dicotyledonen bleibt der Embryo innerhalb des Endosperms klein, von ihm umhüllt oder seitlich berührt (Gräser); seine ohne Intercellularräume zusammenschliessenden Zellen erfüllen sich bis zur Samenreife mit protoplasmatischer Substanz und fettem Oel oder Stärke oder mit beiden, in welchem Falle sie dünnwandig bleiben; das Endosperm erscheint dann als der mehlige (stärkereiche) oder fettige Kern des reifen Samens, neben oder in welchem man den Embryo zu suchen hat; nicht selten aber wird es hornartig vermöge einer beträchtlicheren Verdickung seiner (quellungsfähigen) Zellwände (Dattel und andere Palmen, Umbelliferen, Coffea u. a.); wird diese ausserordentlich stark, so kann das Endosperm als steinharte Masse die Samenschale erfüllen, wie bei Phytelephas (dem vegetabilischen Elfenbein); in solchen Fällen dient dann die Verdickungsmasse der Endospermzellen, welche während der Keimung aufgelöst wird, neben dem protoplasmatischen und fettigen Inhalt derselben, dem Keim zur ersten Nahrung. — Das reife Endosperm, wenn reichlich entwickelt, hat gewöhnlich die Form das ganzen reifen Samens, von dessen Schale es gleichmässig überzogen wird; seine äussere Form ist daher meist einfach, häufig gerundet; doch kommen nicht selten, zumal bei den Dicotylen, beträchtliche Abweichungen von diesem Verhalten vor; so ist es z. B. bei Coffea die bekannte Caffeebohne, welche mit Ausnahme des winzigen Embryos, der in ihm verborgen ist, ganz aus dem hornigen Endosperm besteht; dieses aber ist, wie ein Querschnitt zeigt, eine mit ihren Rändern zusammengeschlagene Platte. — Das marmorirte Endosperm, welches den Kern der sogen. Muscatnuss (Samens von Myristica fragrans) sowie der Arecanuss (des Samens der Arecapalme) darstellt,

verdankt seine Marmorirung dem Umstand, dass eine innere dunkele Schicht der Samenschale von aussen her in Form strahlig gestellter Lamellen in enge faltenartige Einbuchtungen des hellen Endosperms hineinwuchert. — Das reife Endosperm ist entweder ein ganz solider Gewebekörper, oder es besitzt eine innere Höhlung, die z. B. bei der Brechnuss (Same von Strychnos nux vomica) einen flachen, engen, breiten Spalt darstellt; offenbar eine Folge davon, dass das von dem Umfang des Embryosackes aus nach innen wachsende Endosperm einen mittleren Raum frei lässt, der, wie schon erwähnt, bei der Cocosnuss sehr gross und mit Saft erfüllt ist; in solchen Fällen ist also das Endosperm ein hohler dickwandiger Sack, mit rundlichem oder spaltenförmigem Lumen.

In sehr zahlreichen Familien der Dicotyledonen wachsen die ersten Blätter des Embryo (Keimblätter, Cotyledonen) vor der Samenreife zu so umfangreichen Körpern heran, dass sie das bereits vorhandene Endosperm verdrängen und schliesslich den ganzen vom Embryosack und der Samenschale umschlossenen Raum erfüllen, während der Axentheil des Keims und die zwischen den Cotyledonarbasen liegende Knospe desselben auch hier ein nur unbeträchtliches Volumen erlangen; in diesen dicken, fleischigen oder laubblattähnlichen und dann meist gefalteten Cotyledonen häuft sich die sonst im Endosperm aufgespeicherte Reservenahrung von protoplasmatischer Substanz und Stärke oder Fett an, um während der Entfaltung der Keimtheile verbraucht zu werden. Diese Anfüllung der Cotyledonen mit so reichlichen Mengen von Reservenahrung scheint durch Aufnahme derselben aus dem Endosperm stattzufinden, und so liegt der Unterschied dieser im reifen Zustand endospermfreien Samen von den endospermhaltigen wesentlich nur darin, dass bei ihnen die Reservenahrung des Endosperms schon vor der Keimung in den Embryo übergeht, was bei jenen erst während derselben geschieht. Das Vorkommen endospermhaltiger und endospermfreier reifer Samen ist innerhalb grösserer Formenkreise mehr oder minder constant und daher systematisch verwerthbar; endospermfrei sind z. B. von den bekannteren Familien die Compositen, die Cucurbitaceen, die Papilionaceen, die Cupuliferen (Eiche, Buche) u. a. Zuweilen vergrössert sich der Embryo auch nur so weit, dass das Endosperm als eine ihn umgebende ziemlich dünne Haut erscheint.

Wir kehren nun noch einmal zu der eben befruchteten Samenknospe zurück, um die Bildung des Embryo zu verfolgen. So wie bei den Gymnospermen verwandelt sich auch bei den Angiospermen die Eizelle nicht unmittelbar in den Embryo; ihr der Mikropyle zugekehrtes Ende verwächst mit der Haut der Scheitelwölbung des Embryosackes, sie verlängert sich sodann, ihr freies Ende nach dem Grund der Samenknospe hingekehrt, und erleidet dabei eine oder einige Quertheilungen. Der so gebildete Vorkeim bleibt gewöhnlich kurz (Fig. 400), zuweilen, wie bei Funkia, schwillt seine Basalzelle kugelig auf (Fig. 399), in anderen Fällen dagegen verlängert sich schon die Eizelle vor der Theilung zu einem langen, engen Schlauch, wie bei Loranthus (nach Hofmeister), wo dieser bis in den erweiterten Grund des langen schlauchförmigen Embryosackes vordringt, um dort innerhalb des Endosperms an seinem Scheitel die Embryonalkugel zu bilden. Bei solchen Dicotylen, deren Endosperm nur an bestimmten, tieferen Stellen des Embryosackes durch Theilung entsteht, ist eine ähnliche, wenn auch nicht so beträchtliche Verlängerung der Eizelle gewöhnlich (Pedicularis, Catalpa, Labiaten). — Die dem Grund des Embryosackes, also auch der Samenknospe zugekehrte Scheitelzelle

des aus zwei oder mehr Zellen bestehenden Vorkeims ist sphärisch abgerundet, in ihr tritt zuerst eine longitudinale oder nur wenig schief gestellte Theilungswand auf, womit die Bildung des Embryo beginnt (vergl. auch p. 18, Fig. 15); indem derselbe unter rasch wiederholten Zweitheilungen fortwächst, entsteht ein kugeliger oder eiförmiger kleinzelliger Gewebekörper, an welchem später die ersten Blattgebilde (Cotyledonen) hervortreten, während die Anlage der ersten Wurzel an der Grenze von Vorkeim und Embryo durch Differenzirung des Gewebes bemerklich wird. — Die ersten Zellen im Embryokörper erscheinen nicht selten so gelagert, als ob sie aus schiefen Theilungen einer Scheitelzelle nach zwei oder drei Richtungen hin hervorgegangen wären (Fig. 400 *C*), eine Auffassung, zu der ganz besonders die erste schief gestellte Wand der Scheitelzelle am Vorkeim auffordert, auch fand ich bei Rheum Scheitelansichten junger Embryonen, die auf

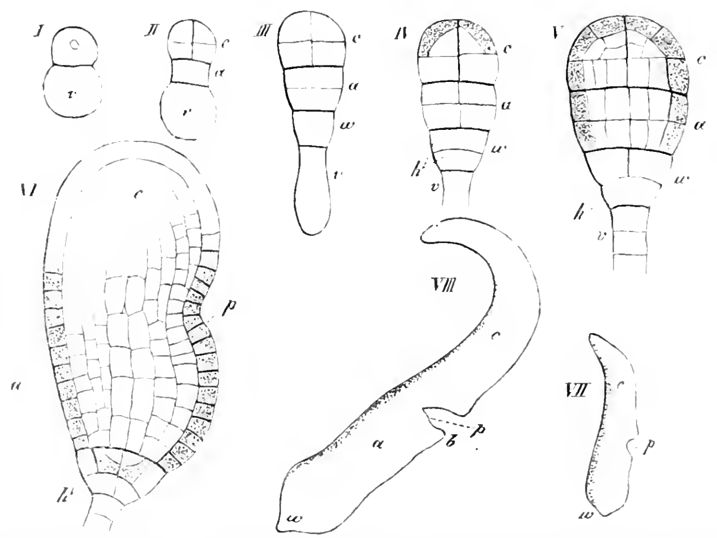



Fig. 402. Darstellung der Embryobildung bei Monocotylen (Alisma) nach Handzeichnungen Hanstein's. Entwickelungsfolge nach den Zahlen *I* bis *VIII*; *v* überall der Vorkeim; *h* die Hypophyse; *w* Region, in welcher die Wurzel; *p* in welcher die Knospe entsteht; *c* Cotyledon; *b* erstes Blatt. (*VII* und *VIII* viel weniger vergrössert als die anderen). Das Dermatogen ist dunkel gehalten.

das Vorhandensein einer dreiseitigen Scheitelzelle hinwiesen. Nach neueren und fortgesetzten Beobachtungen Hanstein's ist der Vorgang jedoch ein wesentlich anderer; nach ihm liegt die erste Längswand, auch wenn sie schief zur letzten Querwand steht, doch in der Mediane des sich bildenden Keimkörpers, und nicht selten ist sie auf der letzten Querwand senkrecht, also in der Wachsthumsaxe des Vorkeims gelegen [1]). Mit dem Auftreten dieser medianen Längswand in der primären Keimzelle ist aber die Möglichkeit einer Scheitelzelle mit zwei- oder mehr-

1) Das im Text Folgende nach den vorläufigen Publicationen Hanstein's (Monatsber. der niederrheinischen Ges. f. Natur- und Heilkunde. 15. Juli und 2. August 1869), sowie nach ausführlichen brieflichen Mittheilungen; Prof. Hanstein hatte die Gefälligkeit, mir auch zahlreiche Abbildungen zur Ansicht zu übersenden, und mit seiner Erlaubniss sind die Fig. 402, 403, 404 u. 405 danach copirt; auch hatte ich im Sommer 1869 Gelegenheit, bei Hanstein Präparate wie in Fig. 403 selbst zu sehen. Vergl. auch Hanstein, Botan. Abhandl. Bonn. Heft I, ausführliche Darstellung der Entwickelung der Keime der Mono- und Dicotylen.

reihiger Segmentirung ausgeschlossen. — Die Constituirung des Monocotylenkeims wird nach Hanstein besonders klar bei Alisma beobachtet; Fig. 402 zeigt in *II* über der Vorkeimzelle *v* noch zwei andere über einander liegende Zellen *v* und *c*, deren letzte bereits durch eine Längs- und eine Querwand in vier wie Kugelquadranten gelagerte Zellen getheilt ist; die Vergleichung der Zustände *II* bis *V* ergiebt, dass die weitere Ausbildung zunächst in basipetaler Folge fortschreitet, zumal tritt noch eine durch intercalare Theilung entstandene Zelle $w=h$ zwischen dem Ende des Vorkeims und dem bereits vorhandenen Keimkörper *ac* auf, aus der sich später die Wurzel bildet; Hanstein nennt sie und das aus ihr hervorgehende Gewebe die Hypophyse. Noch bevor es zu einer äusseren Gliederung des Keimkörpers kommt, sondert sich sein Urmeristem in eine einschichtige periphe-rische Lage, welche in der Zeichnung schattirt ist, und in ein inneres Gewebe; jene ist die primäre Epidermis, das Dermatogen, welches fortan nur noch in die Fläche wächst und ausschliesslich radiale Theilungen erfährt; die Figuren *IV* bis *VI* zeigen, dass das Dermatogen durch tangentiale Theilungen und in basipetaler Folge fortschreitend von den primären Zellen des Keims abgetrennt wird. Die innere Gewebemasse lässt bald darauf eine weitere Differenzirung erkennen; durch vorwiegend longitudinale Theilungen sondert sich ein axiler Gewebestrang aus, der das Plerom, also das die späteren Fibrovasalstränge erzeugende Gewebe darstellt, während das zwischen ihm und dem Dermatogen liegende, durch häufigere Quertheilungen charakterisirte Urmeristem das Periblem, d. h. das primäre Rindengewebe ist. Erst wenn in dem oberen Theil *ac* des Keims diese Gewebedifferenzirung angedeutet ist, beginnt sie auch in der Hypophyse *h*, deren untere Schicht sich an der Bildung des Dermatogens nicht betheiligt, während die obere Hypophysenschicht eine Fortsetzung des Dermatogens und des Periblems des Keimkörpers hervorbringt (*VI*), womit, wie unten noch gezeigt werden soll, die Wurzel als hinterer Anhang des Keims constituirt ist. Hanstein bezeichnet den Scheiteltheil *c* des Embryo als erstes Keimblatt (Cotyledon), an dessen Basis bei *b* der Scheitel des Stammes sich erst nachträglich seitlich bildet; ist der Cotyledon aber wirklich das Scheitelgebilde des Keims, was mir noch nicht hinreichend sicher scheint, so kann er unmöglich als Phyllom gelten, wenn er auch nachträglich ganz das Aussehen eines Laubblattes (wie bei Allium) annimmt.

Viel klarer als bei den Monocotylen, unter denen besonders die Gräser Schwierigkeiten veranlassen, treten die einzelnen Momente bei der Constituirung des Keims aus den ersten Zellen bei den Dicotylen hervor, unter denen Hanstein besonders Capsella bursa pastoris ausführlich schilderte. Fig. 403 zeigt zunächst, dass und wie sich der Keimkörper aus der sphärischen Scheitelzelle an dem mehrgliedrigen Vorkeimfaden *v* entwickelt, während auch hier eine am Keimkörper basale Zelle *h* die Hypophyse darstellt, aus welcher die Wurzelanlage hervorgeht. Die sphärische primäre Zelle des Keimkörpers theilt sich zuerst durch eine Längswand 1, 1, worauf in jeder der beiden Hälften eine Quertheilung 2, 2 erfolgt, so dass auch hier der Keimkörper zunächst aus vier Kugelquadranten besteht, deren jeder demnächst noch eine tangentiale Theilung erleidet, durch welche vier äussere Zellen als Anlage des Dermatogens und vier innere Füllzellen entstehen (*II*); während erstere nur noch in die Fläche wachsen und Radialtheilungen erfahren, wächst der innere Gewebekörper allseitig und erleidet Theilungen, aus

denen schon frühzeitig die Differenzirung von Plerom (in der Zeichnung dunkel gehalten *III*, *IV*, *V*) und Periblem hervorgeht: unter lebhafter Zellenvermehrung vergrössert sich der aus der Urzelle des Keims hervorgegangene Gewebekörper, und bald treten neben dem Scheitel (*s* in *V*) zwei umfangreiche Protuberanzen (*c*, *c*), die ersten Blätter, die Cotyledonen hervor; der Stammscheitel ist einstweilen nur als das Ende der Längsaxe des Keims vorhanden, erst später bildet sich hier ein zwischen den Cotyledonen tief eingeschlossener Gewebehügel, der Vegetationskegel des Stammes. Das hintere (basale) Ende des Keimstengels ist nach der

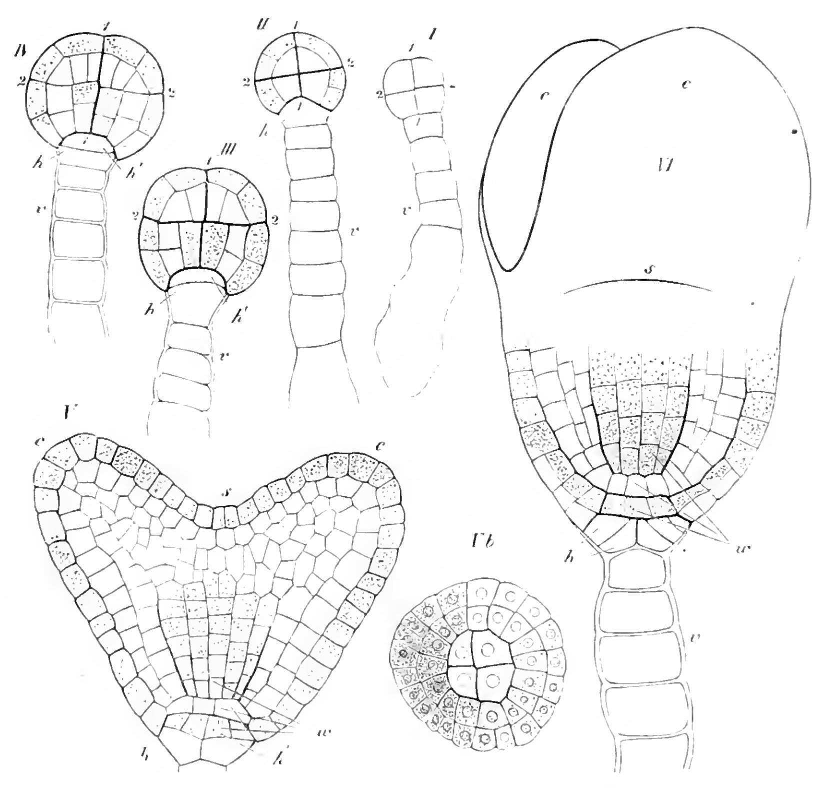



Fig. 403. Darstellung der Keimbildung von Capsella bursa pastoris nach Handzeichnungen Hanstein's. — Entwickelungsfolge von *I* bis *VI* (*Vb* Wurzelende von unten gesehen); 1, 1—2, 2 die ersten Theilungen der Scheitelzelle des Vorkeims; *h h'* die Hypophyse, *v* Vorkeim, *c* die Cotyledonen, *s* Scheitel der Axe, *w* die Wurzel. Dermatogen und Plerom sind dunkel gehalten.

Differenzirung seines Urmeristems in Dermatogen, Periblem und Plerom so zu sagen offen (Fig. *II*, *III*, *IV*), so lange die Hypophyse *h* dieser Differenzirung noch entbehrt; schliesslich tritt sie auch hier ein und zwar so (wie bei Fig. 402), dass die obere ihrer beiden Zellen in zwei Schichten zerfällt, deren äussere sich als Dermatogen an das des Stammes anschliesst (*V h'*), während die innere eine Fortsetzung des inneren Gewebes des letzteren liefert. Die untere Hypophysenzelle *h* theilt sich kreuzweis (Fig. *Vb* von unten gesehen) und kann als ein Uebergangsgebilde zwischen Vorkeim und Wurzel (Wurzelanhang) oder auch als erste Kappe der Wurzelhaube betrachtet werden. Von ganz besonderem Werth ist Hanstein's

auch von Reinke[1] bestätigte Darstellung des Wachsthums der Wurzelhaube der Phanerogamen, die, wie Fig. 404 und 405 zeigen, einfach als eine Wucherung des Dermatogens bezeichnet werden kann: diese peripherische Gewebeschicht, die sonst einfach bleibt und in Dauergewebe übergehend die Epidermis darstellt, wächst da, wo sie den Vegetationspunct der Wurzel überzieht, auch in die Dicke und erfährt periodisch wiederkehrend tangentiale (Flächen-) Theilungen: von den jedesmal entstehenden zwei Schichten wird die äussere zu einer Kappe der Wurzelhaube (*wh* in Fig. 404 und 2 in Fig. 405), die innere bleibt Dermatogen und wiederholt demnächst denselben Vorgang; dieses den Vegetationskegel der Wurzel überziehende Dermatogen verhält sich also ähnlich wie eine Phellogenschicht, wenn auch darin ein Unterschied besteht, dass die vom Korkcambium erzeugten Zellen sofort Dauerzellen werden, während die der Kappe noch theilungsfähig

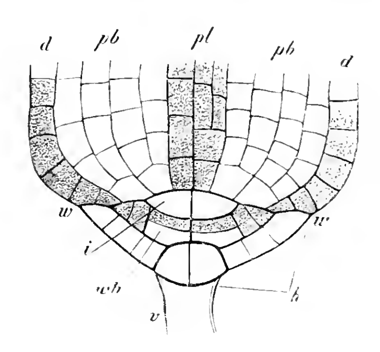



Fig. 404. Schematische Darstellung der Entstehung der Hauptwurzel bei Monocotyledonen und ihres Zusammenhangs mit dem Stamm nach einer Handzeichnung Hanstein's; *v* Vorkeim, *h* Hypophyse, *w w* Grenze von Wurzel und Stamm; *wh* Wurzelhaubenkappe; *d* Dermatogen, *pb* Periblem, *pl* Plerom.

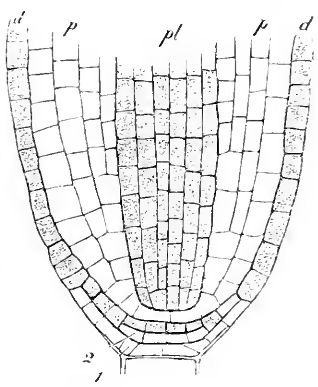



Fig. 405. Aehnliches Schema für einen dicotylen Embryo (nach Hanstein). 1 und 2 die ersten Kappen der Wurzelhaube; *p* Periblem, sonst wie Fig. 404.

bleiben, so dass aus der einfachen, vom Dermatogen abgetrennten Schicht eine mehrschichtige Kappe der Wurzelhaube entsteht, deren Wachsthum im Centrum am lebhaftesten ist und nach dem Umfang hin erlischt. Die Spaltung des Dermatogens in je zwei Lamellen schreitet gewöhnlich vom Scheitel nach dem Umfang des Wurzelendes hin fort, bei den Nebenwurzeln von Trapa geschieht nach den genannten Beobachtern das Gegentheil.

Nicht selten entstehen im Embryo schon vor der Samenreife neben der bis jetzt betrachteten Hauptwurzel auch Seitenwurzeln, so z. B. bei vielen Gräsern und manchen Dicotylen, wie bei Impatiens nach Hanstein und Reinke, bei Cucurbita nach meinen Beobachtungen; bei Traba natans abortirt die Hauptwurzel frühzeitig, aus dem hypocotylen Axenstück entstehen aber frühzeitig Seitenwurzeln.

Die Seitenwurzeln der Angiospermen entstehen nach den gen. Beobachtern aus dem Pericambium im Sinne Nägeli's (vergl. das p. 170 Gesagte): ihre Entwickelung wurde bei mehreren Pflanzen übereinstimmend gefunden: bei Trapa natans z. B. ist sie folgende; eine Gruppe von Zellen des einschichtigen Pericam-

1) Vergl. auch Reinke: Wachsthumsgesch. und Morphol. der Phanerogamenwurzel in Hanstein's botan. Abhandlgn. Bonn 1871. Heft III.

biummantels theilt sich radial, die neu entstandenen Zellen strecken sich in derselben Richtung und theilen sich dann tangential; die äussere der beiden Schichten liefert das Dermatogen, die innere den Wurzelkörper, durch dessen Wachsthum jenes hervorgewölbt wird. Das Dermatogen erzeugt in der oben angegebenen Art die Wurzelhaube, das von ihm bedeckte Gewebe des sehr jungen Wurzelkörpers differenzirt sich in Plerom und Periblem. Ebenso ist es bei Pistia und wahrscheinlich auch bei den Gräsern; Hanstein und Reinke finden »nirgends eine Scheitelzelle, welche das Wachsthum einleitet, wie bei den Kryptogamen, stets folgt eine Gruppe von Zellen dem gemeinsamen, einheitlichen Gestaltungstrieb.«

Die verschiedene Grösse, welche der Embryo im reifen Samen der Angiospermen erreicht, wurde schon bei Gelegenheit des Endosperms erwähnt. Die äussere Gliederung beschränkt sich zuweilen auf die Anlage der Wurzel am hinteren Ende des Keimstammes und auf die Cotyledonen (Cucurbita, Helianthus, Allium Cepa u. a.), zwischen denen der nackte Vegetationspunct liegt. Nicht selten aber wächst dieser letztere schon vor der Samenreife weiter fort und erzeugt einige weitere Blattgebilde (Gräser, Phaseolus, Faba, Quercus, Amygdalus u. a.), die dann nach hergebrachter Nomenclatur als Plumula zusammengefasst werden und erst während der Keimung des Samens sich entfalten. Die Gewebesysteme sind zur Zeit der Reife gewöhnlich schon deutlich als solche differenzirt, die einzelnen Formen des Dauergewebes aber bilden sich erst später während der Keimung aus. Von dieser weit fortschreitenden Ausbildung der jungen Pflanze innerhalb des reifenden Samens machen die chlorophyllfreien Schmarotzer und Humusbewohner, besonders aber die Orchideen eine auffallende Ausnahme; bei ihnen bleibt der Embryo bis zur Samenreife ein rundliches, zuweilen nur aus wenigen Zellen zusammengesetztes Körperchen ohne alle äussere Gliederung in Stamm, Blätter und Wurzel, die erst nach der Keimung und auch dann zuweilen nur unvollkommen zu Stande kommt.

12) A u s b i l d u n g  v o n  S a m e  u n d  F r u c h t. Während im Embryosack das Endosperm und der Embryo sich ausbilden, wächst nicht nur die Samenknospe, sondern auch die sie umgebende Fruchtknotenwand. Indem aus gewissen Zellschichten der Integumente oder aus dem ganzen Gewebe derselben sich die Samenschale bildet, deren Bau ein äusserst verschiedener sein kann, wird die Samenknospe mit ihrem durch die Befruchtung entstandenen Inhalt zum Samen; die Fruchtknotenwand, die Placenten und Scheidewände des Ovariums nehmen nicht nur an Volumen zu, sondern erfahren die mannigfaltigsten Veränderungen der äusseren Umrisse und noch mehr der inneren Structur; sie stellen mit dem Samen zusammen die Frucht dar; die veränderte Fruchtknotenwand führt fortan den Namen Pericarpium; ist eine äussere Hautschicht besonders differenzirt, so heisst diese Epicarpium, die innere Endocarpium; nicht selten liegt zwischen beiden eine dritte Schicht, das Mesocarpium. Je nach der ursprünglichen Form des Fruchtknotens und der Structur seines Gewebes im reifen Zustand unterscheidet man eine Reihe typischer Fruchtformen, deren Nomenclatur unten im Anhang aufgeführt werden soll. Nicht selten erstreckt sich aber die lange Reihe tiefgreifender Veränderungen, welche die Befruchtung hervorruft, auch auf Theile, welche nicht zum Fruchtknoten, selbst auf solche, die nicht einmal zur Blüthe gehören; da sie aber in physiologischer Hinsicht mit zur Frucht gehören

und gewöhnlich mit dieser zusammen ein Ganzes darstellen, welches von den übrigen Theilen der Pflanze sich scharf abgrenzt, so mag ein derartiges Gebilde (z. B. die Feige, Erdbeere, Maulbeere) als Scheinfrucht bezeichnet werden.

Zu einer gewissen Zeit löst sich entweder die Frucht sammt ihren Samen von der übrigen Pflanze ab, oder der Same allein trennt sich von der aufgesprungenen Frucht; dies ist die Zeit der Reife. Bei vielen Species stirbt mit der Reife der Früchte die ganze Pflanze ab; eine solche Species wird monocarpisch (nur einmal Früchte tragend) genannt; die monocarpischen Pflanzen sind zu unterscheiden in solche, die schon in der ersten Vegetationsperiode fructificiren (annuelle Pflanzen), oder erst in der zweiten (bienne Pflanzen), oder endlich erst nach mehreren oder vielen Vegetationsperioden (monocarpisch perennirend, z. B. Agave americana). Die meisten Angiospermen sind aber polycarpisch, d. h. die Lebensfähigkeit des Exemplars wird durch die Fruchtreife nicht erschöpft, die Pflanze wächst fort und fructificirt periodisch von Neuem; sie ist polycarpisch perennirend.

1) Blüthenstände (Inflorescenzen). Bei den Angiospermen ist es ziemlich selten, dass die Blüthen vereinzelt am Gipfel der Hauptsprosse oder in den Axeln der Laubblatter auftreten; viel häufiger entstehen am Ende der Hauptsprosse oder aus den Axeln ihrer Laubblätter eigenthümlich ausgebildete Verzweigungssysteme, welche die Blüthen meist in grösserer Anzahl tragen und vermöge ihrer Gesammtform von dem übrigen »vegetativen Stock« sich unterscheiden, bei polycarpischen Pflanzen nach der Fruchtreife sogar abgeworfen werden: die Blüthenstände oder Inflorescenzen. Der Habitus dieser Verzweigungssysteme hängt nicht blos von der Zahl, Form und Grösse der von ihnen getragenen Blüthen ab, sondern auch von der Länge und Dicke der Sprossglieder, ferner von der Ausbildung der Stützblätter, aus deren Axeln die Zweige entspringen; diese sind gewöhnlich viel einfacher gestaltet und kleiner als die Laubblätter, nicht selten bunt (d. h. nicht grün) oder gar nicht gefärbt: sie werden als Hochblattformation unterschieden, der man auch die an den Blüthenstielen entspringenden, oft keine Axelsprosse tragenden Vorblätter zuzählt; zuweilen fehlen derartige Blätter innerhalb der Inflorescenz ganz oder an gewissen Stellen, die Blüthenaxen oder deren Mutteraxen sind dann nicht axillär (Aroideen, Cruciferen u. m. a).

Indem die angedeuteten und andere Eigenthümlichkeiten in verschiedener Weise sich vereinigen, entstehen sehr mannigfaltige Formen von Blüthenständen, deren jede bei einer bestimmten Pflanzenspecies constant ist, oft eine ganze Gattung oder Familie charakterisirt; die Form der Inflorescenz ist oft nicht nur für den Habitus der Pflanze entscheidend, sondern auch als systematisches Argument verwerthbar.

Die Eintheilung der Blüthenstände wird zweckmässiger Weise vor Allem von den Verzweigungsverhältnissen auszugehen haben; indem diese, weniger variabel als die übrigen Eigenschaften, sich auf wenige Typen zurückführen lassen, liefern sie die unterscheidenden Merkmale der Hauptgruppen, die dann nach der Länge und Dicke der einzelnen Axen und nach anderen Merkmalen in Unterabtheilungen zerfallen.

Bezüglich der Verzweigung ist nun zunächst zu beachten, dass jeder Blüthenstand seine Entstehung der normalen Endverzweigung fortwachsender Axen verdankt; diese ist aber bei den Angiospermen mit Ausnahme der unten sub 14) genannten Fälle monopodial, d. h. die Zweige treten seitlich unter dem Scheitel des fortwachsenden Muttersprosses hervor; sind an diesem die Blätter (hier Stützblätter, Deckblätter, Bracteen) deutlich entwickelt, so entspringen die Seitenzweige aus ihren Axeln, sind sie undeutlich oder abortirt, so sind die Axen des Blüthenstandes zwar nicht axillär, ihre Verzweigungs- und sonstigen Wachs-

thumsverhältnisse bleiben aber dieselben, wie wenn jene vorhanden wären, und braucht man bei Aufstellung der Abtheilungen auf diesen Umstand kein besonderes Gewicht zu legen (vergl. p. 171); practisch genommen ist aber die Gegenwart der Stützblätter allerdings von Werth, sie erleichtert die Erkennung des wahren Verzweigungsverhältnisses auch an fertig entwickelten Inflorescenzen, insofern der axilläre Spross immer ein Seitenspross ist; ohne dieses Merkmal ist es aber nicht selten schwierig, zu sagen, was Mutteraxe und Seitenaxe sei, da die letztere nicht selten ebenso stark oder viel stärker fortwächst als jene. — In der allgemeinen Morphologie § 24 wurden die Principien festgestellt, nach denen die Verzweigungssysteme überhaupt einzutheilen sind: sie gelten in dieser Hinsicht auch für die Inflorescenzen, und auf ihnen basirt die Unterscheidung der grossen Gruppen in der folgenden Eintheilung; von den zahlreichen einzelnen Formen der Blüthenstände führe ich hier indessen nur die gewöhnlicheren auf, für welche die beschreibende Botanik bereits eine Nomenklatur besitzt[1]).

A) Racemöse (monopodiale) Inflorescenzen im weitesten Sinne des Worts kommen dadurch zu Stande, dass eine und dieselbe Axe als Hauptaxe oder Spindel des Verzweigungssystems nach einander mehr oder minder zahlreiche Seitensprosse in acropetaler Ordnung erzeugt, deren Entwickelungsfähigkeit geringer oder doch nicht grösser ist als diejenige des über ihrer Insertion liegenden Theils der Hauptaxe.

a) Aehrige Blüthenstände entstehen dann, wenn die Seitenaxen erster Ordnung sich nicht weiter verzweigen und sämmtlich Blüthenaxen sind; die Spindel endigt mit oder ohne Blüthe;

α) ährige Blüthenstände mit verlängerter Spindel:

1) Die Aehre (spica): Blüthen sitzend, Spindel dünn (z. B. das sog. Aehrchen der Grässer);

2) Der Blüthenkolben (spadix): Blüthen sitzend, an einer dicken fleischigen langen Spindel; meist von einem langen Scheidenblatt (spatha) umhüllt; die Deckblätter gewöhnlich nicht entwickelt (Aroideen).

3) Die Traube (racemus) mit langgestielten Blüthen (z. B. Cruciferen, hier ohne Deckblätter; Berberis, Menyanthus, Campanula mit Terminalblüthe an der Spindel).

β) ährige Blüthenstände mit verkürzter Spindel:

4) Das Blüthenköpfchen (capitulum): die verkürzte Spindel ist conisch, oder kuchenförmig, oder selbst napfartig ausgehöhlt und mit sitzenden Blüthen dicht besetzt, die Deckblätter fehlen nicht selten (Compositen, Dipsaceen u. a.).

5) Die einfache Dolde (umbellula): eine Rosette langgestielter Blüthen entspringt aus einer sehr verkürzten Spindel (z. B. Hedera Helix u. a.).

b) Rispige Blüthenstände entstehen dann, wenn die Seitenzweige erster Ordnung sich wieder verzweigen und Spindeln zweiter und höherer Ordnung entstehen; jede Axe kann mit Blüthe schliessen, oder nur die der letzten Ordnung thun es; gewöhnlich nimmt die Entwickelungsfähigkeit von unten nach oben an der Hauptspindel wie an den Seitenspindeln ab.

α) rispige Blüthenstände mit verlängerten Spindeln:

6) die ächte Rispe (panicula): Spindeln und Blüthenstiele verlängert (Crambe, Weintraube).

7) aus Aehren zusammengesetzte Rispe: die verlängerten Seitenspindeln tragen sitzende Blüthen (Veratrum, Spiraea Aruncus u. a., die sogen. Aehre von Triticum, Secale).

---

1) Vergl. die abweichenden Darstellungen in Ascherson's Flora der Provinz Brandenburg (Berlin 1864) und Hofmeister's allgemeiner Morphologie § 7.

β) Rispige Blüthenstände mit verkürzten Spindeln:

8) Zusammengezogene ährenförmige Rispe: an einer verlängerten Hauptspindel sitzen sehr kurze Seitenspindeln mit ihren Blüthen (hierher gehört die sogen. Aehre von Hordeum, Alopecurus u. s. w.).

9) Die zusammengesetzte Dolde (umbella) besteht aus einer sehr verkürzten Spindel, aus welcher eine dichtgedrängte Rosette meist lang gestielter Döldchen (vergl. 5) entspringt; ist die Dolde von einer Blattrosette umgeben, so wird dieses als Involucrum, ist das Döldchen von einer solchen umgeben, so wird sie als Involucellum bezeichnet; beide können fehlen.

B) Cymöse Inflorescenzen[1]) entstehen durch Auszweigung unmittelbar unter der ersten Blüthe derart, dass jeder subflorale Spross selbst mit Blüthe abschliesst, nachdem er einen oder mehr subflorale Sprosse erzeugt hat, die auch wieder mit Blüthe abschliessen und das System in ähnlicher Art fortsetzen; die Entwickelung jedes Seitensprosses ist also kräftiger als die seiner Mutteraxe oberhalb seiner Insertion (vergl. 134, 135, 136).

a) Cymöse Blüthenstände ohne eine Scheinaxe: unter jeder Blüthe der Inflorescenz entwickeln sich zwei oder mehr subflorale Sprosse mit Endblüthe, aus deren subfloralen Sprossen weiterer Ordnung sich das System fortbaut.

10) Die Spirre (anthela): an jeder mit Blüthe endigenden Axe bilden sich subflorale Sprosse in unbestimmter Zahl; die geförderten überragenden Seitensprosse entwickeln sich so, dass kein bestimmter Gesammtumriss der ganzen Inflorescenz zu Stande kommt; so z. B. bei Juncus lamprocarpus, tenuis, alpinus, Gerardi, Luzula nemorosa u. a.[2]). Die Anthela dieser Gattungen, sowie von Scirpus und Cyperus zeigt zahlreiche verschiedene Uebergangsformen zur Rispe und selbst zur Aehre, andrerseits aber auch zur Bildung cymöser Inflorescenzen mit Scheinaxe (z. B. Juncus bufonius); hierher rechne ich u. a. auch die Inflorescenz von Spiraea ulmaria.

11) Die cymöse Dolde (Doldencyma): unterhalb der ersten Blüthe entspringt ein Quirl dreier oder mehr gleich starker Sprosse, die ihrerseits wieder unterhalb ihrer Endblüthe einen Quirl von Seitensprossen erzeugen, der sich ähnlich fortsetzt (vergl. Fig. 148 auf p. 193); das ganze System ist einer ächten Dolde im Habitus ähnlich; sehr klare Beispiele bieten die Euphorbien, zumal E. helioscopia, E. Lathyris; diese Form der Cyma ist von der folgenden, dem Dichasium, nicht wesentlich verschieden, und häufig geht die cymöse Dolde in den höheren Sprossgenerationen zur dichasialen Verzweigung über, bei Periploca graeca z. B. sogar schon in den ersten Auszweigungen.

12) Das Dichasium: jeder mit Blüthe endigende Spross der Inflorescenz erzeugt ein Paar opponirter oder doch fast opponirter Seitensprosse, die mit Blüthe schliessen, nachdem sie wieder ein Paar subfloraler Sprosse erzeugt haben u. s. w.; das ganze System scheint wie aus Gabelungen zusammengesetzt, zumal dann, wenn die älteren Blüthen bereits abgefallen sind; viele Sileneen, manche Euphorbien, Labiaten u. s. w.; das Dichasium geht gern in der ersten oder folgenden Generation von Seitensprossen zur sympodialen Ausbildung über.

b) Cymöse Blüthenstände mit einer Scheinaxe (sympodiale Inflorescenzen); es wird an jedem mit Blüthe schliessenden Spross immer nur ein

---

1) Sie werden auch als centrifugale, die racemösen als centripetale Inflorescenzen bezeichnet.

2) Vergl. die sorgfältige Darstellung Buchenau's in Jahrb. f. wiss. Bot. IV, p. 393 ff. und die Tafeln 28—30.

subfloraler Seitenspross entwickelt, ein Verhalten, welches sich durch mehrere Sprossgenerationen wiederholt. Die unter den consecutiven Auszweigungen gelegenen Fussstücke der aus einander hervorgehenden Axengenerationen können sich mehr oder minder in eine Flucht legen und stärker verdicken als die Blüthenstiele (oberhalb der Verzweigung); auf diese Art kommt eine hin und her gebogene oder gerade Scheinaxe (Sympodium) zu Stande, an welcher die Blüthen scheinbar als seitliche Sprossungen hervortreten (vergl. p. 183 Fig. 136 *A, B, D*); ist das Sympodium deutlich ausgebildet, so ähnelt es einer Aehre oder Traube, von der es aber leicht zu unterscheiden ist, wenn Deckblätter vorhanden sind, denn diese sind dann den Blüthen scheinbar opponirt (Helianthemum); nicht selten aber auch durch Verschiebung anders gestellt (Sedum).

13) Die Schraubel (bostryx oder helicoide unipare Cyma) ist eine sympodiale Cyma, bei welcher die Mediane jedes folgenden das System fortbauenden Sprosses nach derselben Seite hin von der des vorigen abweicht, d. h. jeder neue Blüthenspross steht immer rechts oder immer links von der Mediane des vorigen (vergl. Fig. 136 *D*); so z. B. in den Hauptstrahlen der Inflorescenz von Hemerocallis fulva, flava, in den einzelnen selbst rispig angeordneten Inflorescenzen von Hypericum perforatum (Hofmeister).

14) Die Wickel (cicinnus, scorpioide unipare Cyma) entsteht, wenn die consecutiven Auszweigungen des Systems so erfolgen, dass abwechselnd je ein Spross rechts, je einer links von der Mediane seines Muttersprosses auftritt (Fig. 136 *A*): so z. B. bei Helianthemum, Drosera, Scilla bifolia Tradescantia (Hofmeister). Zu dieser Art monopodial angelegter Sympodien gehört auch die Inflorescenz der Echeverien; die erwachsene Wickel zeigt hier eine Scheinaxe, an der die Blüthen den Blättern gegenüberstehen; während der Gipfel der relativen Hauptaxe sich in eine Blüthe verwandelt, entsteht in der Axel des subfloralen Blattes eine Seitenaxe; diese sich weiter entwickelnd bildet um 90⁰ seitwärts ein neues Blatt und wandelt sich in eine Blüthe um, während in der Blattaxel eine die Entwickelung fortsetzende Seitenaxe hervorbricht; das an dieser entstehende Blatt steht wie das erste (Kraus).

Die Blüthenstände der Borragineen und Solaneen weichen in ihrer Entwickelung wie in ihrer äusseren Erscheinung von dem für die Abtheilung B b angenommenen Schema ab. Nachdem schon Kaufmann[1]) angegeben hatte, dass die Inflorescenzen mehrerer Borragineen durch wiederholte Dichotomie des Scheitels einer Axillarknospe entstehen, zeigte Kraus[2]), dass die blattlosen Inflorescenzen von Heliotropium und Myosotis wenigstens bei kräftigem Wuchs Monopodien sind: ein dickspatelförmiger Vegetationskegel entwickelt auf seiner Oberseite alternirend zwei Reihen von Blüthen; auf dieser Seite ist auch das Längenwachsthum der gemeinsamen Axe anfangs stärker, weshalb der jüngere Theil der Inflorescenz nach unten spiralig eingerollt ist. Ein so entstehender Blüthenstand kann nach Obigem nicht als eine Wickel bezeichnet werden, er entspricht vielmehr einer Traube oder Aehre, deren Spindel nur auf der einen Seite Blüthen trägt. — Aus dichotomischer Verzweigung gehen dagegen die beblätterten Wickel von Anchusa, Cerinthe, Borrago, Hyoscyamus hervor: ein an der mit

1) Kaufmann: Bot. Zeitg. 1869, p. 886.

2) Kraus in den Sitzungsber. d. med.-phys. Societät in Erlangen, 5. Dec. 1870. Das Obige z. Th. auch nach brieflichen Mittheilungen von Kraus.

Blüthe endigenden Hauptaxe stehendes Blatt trägt in seiner Axel einen anfänglich halbkugeligen Vegetationskegel; derselbe verbreitet sich parallel der Blattfläche und dichotomirt in dieser Richtung; der eine Gabelspross wird zur Blüthe, der andere bildet unter 90° gegen das vorige ein neues Blatt und über diesem eine Dichotomie wie vorher. Die Dichotomie-Ebenen kreuzen sich also unter 90°; es erklärt sich daraus, dass die Blätter stets zwischen sympodialer Axe und Blüthe stehen; schon mit und nach der zweiten Theilung beginnen laterale Verschiebungen der Blätter.

Zweifelhaft ist nach Kraus, ob die Sympodien aus dichotomischer oder seitlicher Sprossanlage entstehen bei Omphalodes und Solanum nigrum: an der Seite der zur Blüthe werdenden Hauptaxe tritt eine blattlose Seitenaxe hervor, die sich fortwährend verzweigt und abwechselnd den rechten und linken Spross zur Blüthe umbildet. Denselben Zweifel hegt Kraus für die schwachen Inflorescenzen von Myosotis und Heliotropium (s. oben).

Wie schon aus dem Gesagten folgt, können innerhalb einer aus mehreren Sprossgenerationen aufgebauten Inflorescenz nicht nur verschiedene Formen einer Abtheilung, sondern auch Formen aus beiden Abtheilungen (A und B) auftreten und gemischte Inflorescenzen erzeugen; so kann z. B. eine Rispe in ihren letzten Auszweigungen Dichasien bilden (manche Sileneen), ein dichasialer Blüthenstand kann Köpfchen tragen (Silphium), das Dichasium kann schon in seinen ersten oder in Seitenstrahlen höherer Ordnung in Schraubel oder Wickel übergehen (Caryophylleen, Malvaceen, Solaneen, Lineen, Cynanchum, Gagea, Hemerocallis u. s. w.). Im Allgemeinen ist die Form der Verzweigung im Blüthenstand von der des vegetativen Stockes verschieden, nicht selten sprungweise von dieser in jene übergehend, häufig aber auch durch Uebergangsformen der Zweigbildung vermittelt.

Die ältere Nomenclatur führt noch manche andere Blüthenstandnamen auf, wie Knäuel, Blüthenschwanz, Ebenstrauss u. a., die aber sämmtlich nur den Habitus oder äusseren Umriss des Systems bezeichnen und bei wissenschaftlicher Beschreibung auf eine der obigen Formen oder auf Combinationen derselben zurückzuführen sind.

2) Ueber die Veränderung der Verzweigung bei dem Uebergang aus der vegetativen in die florale Region der Sprosse hat Warming in seinen recherches sur la ramification des Phanerogames (Kopenhagen 1872) sehr werthvolle Angaben gemacht, aus denen hervorgeht, dass die zahlreichen Fälle anscheinend nicht axillärer Verzweigung innerhalb der Inflorescenzen doch aus der axillären Verzweigung als der typischen abzuleiten sind. Er stellt den Satz auf, dass der Axillarspross und sein Stützblatt zusammen als ein Ganzes zu betrachten sind, an welchem bald der eine Theil, das Blatt, bald der andere Theil, der Axelspross, sich früher oder gleichzeitig, kräftiger oder schwächer entwickeln kann. Es zeigt sich nun, dass in der vegetativen Region das Stützblatt immer zuerst entsteht und sich wenigstens anfangs viel kräftiger und rascher entwickelt als der zugehörige Spross, der erst dann bemerklich wird, wenn über dem fraglichen Blatt bereits einige oder mehrere jüngere Blätter entstanden sind (Fig. 129, 131). In schon viel geringerem Grade eilt die Blattbildung der der Axelsprosse voraus bei manchen Inflorescenzen, wie in den Aehren und Trauben von Amorpha, Salix, Rudbeckia, Lupinus, Veronica, Digitalis, Orchis, Delphinium. Bei der Bildung anderer Inflorescenzen aber werden die Axillarsprosse unmittelbar nach ihren Stützblättern gebildet, so dass über dem jüngsten Spross keine Blattanlage unter dem Scheitel des Muttersprosses steht (Plantago, Orchis, Epipactis); zuweilen entsteht Spross und Blatt gleichzeitig, wie bei den Gramineen, Cytisus, Trifolium, Orchis, Plantago, Ribes; oder endlich der Axillarspross entsteht zuerst, früher als sein Stützblatt; in diesem Fall erreicht das Stützblatt nur schwache Entwickelung, es erscheint nur andeutungsweise, wie bei Sisymbrium, Brassica und anderen Cruciferen, Umbelliferen, Anthemis, Valeriana, Asclepiadeen, Bryonia, Cucumis; oder das Stützblatt kommt gar nicht zum Vorschein, die Blätter entbehren auch

der Anlage nach die Deckblätter, wie bei vielen Cruciferen (Fig. 132), Compositen, Gramineen, Umbelliferen, Papilionaceen, Cucurbitaceen, Asperifolien, Solaneen, Hydrophylleen, Saxifrageen, Potamagetoneen. In allen diesen Inflorescenzen findet man also die jüngsten Blüthenknospen näher am Scheitel des Muttersprosses als irgend welche Blattgebilde, wofern diese überhaupt noch angelegt werden; die Verzweigung ist aber deshalb noch nicht als Dichotomie des Muttersprosses zu deuten (vergl. p. 179), die erst dann eintritt, wenn die Sprossbildung so nahe am Scheitel und so kräftig erfolgt, dass eine Fortsetzung der bisherigen Wachsthumsrichtung des Muttersprosses unmöglich wird, indem der Scheitel sich gewissermassen in zwei (oder mehr) Scheitel auflöst, wie es nach Warming bei Hydrocharis, Vallisneria, Asclepiadeen, den scorpioiden Cymen der Solaneen, Asperifolien, Hydrophylleen, Cystaceen und bei manchen Cucurbitaceen geschieht. Dass diese Hinneigung zur Dichotomie bei Pflanzen, deren vegetative Region sich seitlich axillär verzweigt, mit der Unterdrückung der Blattbildung in den Inflorescenzen zusammen hängt, geht auch daraus hervor, dass bei den Ranken von Vitis und Cucurbita, deren Blattbildung ebenfalls rudimentär ist, die gleiche Neigung zur Dichotomie beobachtet wird.

Die Axelsprosse der vegetativen Region sind gewöhnlich so gestellt, dass sie gleichzeitig der Blattbasis und dem Stammgewebe entspringen; doch kommt es hier zuweilen vor, dass der Spross ganz auf den Stamm hinüber rückt, sich also von dem Blatte ablöst; in der Blüthenregion dagegen geschieht es nicht selten, dass der Axelspross (die Blüthe) ganz aus dem Blatt entspringt, wie bei Hippuris (Fig. 419), Amorpha, Salix nigricans; wenn dagegen das Stützblatt (Deckblatt) später als der Axelspross (die Blüthe) angelegt wird, so kann es aus diesem selbst entspringen, das Stützblatt ist dann mit dem Muttterspross gar nicht mehr in unmittelbarer Verbindung, es erscheint als das erste (unterste) Blatt des Seitensprosses; so z. B. nach Warming bei Anthemis, Sisymbrium, Umbelliferen, in geringerem Grade bei Papilionaceen, Orchideen, Valerianeen u. a. Diese Vorgänge machen sich gewöhnlich bei der frühesten Entwickelung geltend, häufig aber findet man auch im ausgebildeten Zustand das Stützblatt mehr oder minder hoch am Axelspross hinaufgerückt, so bei Thesium ebracteatum, Samolus Valerandi, Borragineen, Solaneen, Crassulaceen, Spiraea, Loranthaceen, Ipomaea bona nox, Agave americana, Ruta, Paliurus, Tilia (hier gilt dies für die grosse Bractee der Inflorescenz) u. a.

3) Stellungsverhältnisse und Zahl der Blüthentheile. Wie die Verzweigungsformen innerhalb der Inflorescenzen meist von denen am vegetativen Stock abweichen, so treten auch an dem die Blüthe darstellenden Spross bei den Angiospermen gewöhnlich andere Blattstellungen auf als ausserhalb der Blüthe derselben Pflanze. Durch das Aufhören des Scheitelwachsthums des Blumenbodens, seine starke Verbreiterung oder selbst Aushöhlung vor und während der Anlage des Perianths und der Geschlechtsblätter, wird die Entstehungsfolge und die Divergenz der letzteren beeinflusst. Da aber bei der ausserordentlichen Variation aller übrigen Formverhältnisse die wahre, oft schwer zu constatirende Stellung der Blattgebilde der Blüthe verhältnissmässig nur wenig variirt, so ist ihre Kenntniss für die Feststellung der Verwandschaften, also für die Systematik oft von grossem Werth, zumal dann, wenn man gleichzeitig dem hier so häufig eintretenden Abortus einzelner Glieder, der Vermehrung derselben unter bestimmten Umständen, der Verzweigung und Verwachsung Rechnung trägt.

Um die Darstellung derartiger Verhältnisse zu erleichtern, ist es nöthig, gewisse Constructionen und Bezeichnungen einzuführen.

Zunächst ist es wichtig, die Stellung sämmtlicher Blüthentheile zur Mutteraxe des Blüthensprosses zu bezeichnen; zu diesem Zweck nennt man die der Mutteraxe zugekehrte Seite der Blüthe die hintere, die von jener abgewendete die vordere; denkt man sich nun eine von vorn nach hinten gerichtete Ebene (Längsschnitt) so gelegt, dass sie die Blüthenaxe und die Axe des Muttersprosses derselben in sich aufnimmt, so ist dies die Mediane (Medianebene, Medianschnitt) der Blüthe; durch sie wird die letztere in eine rechte und eine linke Hälfte getheilt. Blattgebilde der Blüthe, sowie Samenknospen und Placenten,

welche durch die Mediane der Länge nach halbirt werden, sind median gestellt; median hinten oder median vorn. — Denkt man ferner eine Ebene rechtwinkelig zur vorigen so gelegt, dass sie ebenfalls die Axenlinie der Blüthe in sich aufnimmt, so kann sie als Seitenschnitt (Lateralebene) bezeichnet werden; sie theilt die Blüthe in eine vordere und eine hintere Hälfte, und Blüthentheile, welche durch sie longitudinal halbirt werden, sind genau links oder rechts gestellt. — Zwei Ebenen, welche die rechten Winkel zwischen der Median- und Lateralebene halbiren, mögen Diagonalebenen und die von ihnen halbirten Blüthentheile diagonalgestellte heissen. — Gewöhnlich finden sich Blattgebilde in den Blüthen, welche genau hinten oder vorn stehen, seltener sind schon genau rechts und links, oder genau diagonal stehende; gewöhnlich muss man noch andere Ausdrücke, wie schief hinten, schief vorn zu Hilfe nehmen.

Beachtet man ferner die Stellung der Blüthentheile unter sich, so sind dieselben, wie schon oben hervorgehoben wurde, entweder spiralig oder in Kreisen (cyclisch) angeordnet. —

Die spiraligen Blüthen sind verhältnissmässig selten und, wie es scheint, auf gewisse Abtheilungen der Dicotylen (Ranunculaceen, Nymphaeaceen, Magnoliaceen, Calycantheen) beschränkt; sie können nach Braun als acyclische bezeichnet werden, wenn der Uebergang von einer Blattformation zur anderen (vom Kelch zur Corolle, von dieser zum Androeceum) nicht mit bestimmten Umläufen der Spirale zusammenfällt (Nymphaeaceen, Helleborus odorus; ist dies der Fall, so nennt sie Braun hemicyclische, ein Ausdruck, der auch beibehalten werden kann, wenn einzelne Blattformationen wirklich cyclisch, die anderen spiralig geordnet sind, wie z. B. bei Ranunculus, wo Kelch und Blumenkrone zwei alternirende Quirle darstellen, auf welche die spiralig geordneten Geschlechtsblätter folgen. Die spiralig geordneten Blüthentheile sind zuweilen in geringer bestimmter, häufiger in grosser und unbestimmter Anzahl vorhanden.

Sind sie dagegen in Quirle gestellt, so ist nicht nur die Zahl dieser, sondern auch die Zahl der Glieder in jedem Quirl eine für die betreffende Pflanzenart bestimmte und in mehr oder minder umfangreichen Verwandtschaftskreisen constant. — Sind die Quirle einer Blüthe gleichzählig und so über einander gestellt, dass die zu verschiedenen Quirlen gehörigen Glieder über einander, also in Orthostichen stehen, so nenne ich sie mit Payer superponirt (statt opponirt, wie es meist geschieht); sind Stamina dem Kelch oder der Corolle superponirt, so werden sie als episepale und resp. epipetale bezeichnet; fallen die Glieder eines Quirls zwischen die Medianen der Glieder eines nächst höheren oder nächst tieferen, so sind die Quirle alternirend, und Braun nennt Blüthen mit lauter gleichzähligen und alternirenden Quirlen eucyclische. Es kommt jedoch auch vor, dass zwischen den Gliedern eines bereits vorhandenen Quirls noch neue gleichartige Glieder nachträglich entstehen, wie z. B. fünf spätere Staubfäden zwischen den fünf früheren bei Dictamnus Fraxinella (Fig. 388 *C*) und wahrscheinlich bei vielen eucyclischen Blüthen mit 10 Staubfäden; solche in einen Quirl nachträglich eingeschobene Glieder mögen interponirte heissen. (Weiteres darüber s. unten).

Von der Betrachtung der Stellungsverhältnisse ist die der Zahl der Blüthentheile nicht zu trennen; bevor wir indessen auf diese näher eingehen, mag die Construction des Diagramms der Blüthen noch besprochen werden.

Das Blüthendiagramm wird, je nach der Absicht, der es dienen soll, verschieden construirt. Manche behandeln es als eine freiere Zeichnung eines wirklichen Querschnitts und verzeichnen darin nicht blos die Zahl und Stellung, sondern annähernd auch die Form, Verwachsung, Grösse, Deckung u. s. w. der Blüthentheile; die so verfolgte Absicht wird aber offenbar am besten erreicht, wenn man von wirklich vorliegenden Querschnitten der Blüthenknospe möglichst genaue Abbildungen fertigt, die dann allerdings Vieles enthalten, was für gewisse Betrachtungen als überflüssig erscheint. Kommt es aber darauf an, ausschliesslich die Zahl und Stellung der Blüthentheile so zu versinnlichen, dass die Vergleichung zahlreicher Blüthen in dieser Hinsicht möglichst erleichtert wird, so thut man am

besten, alle anderen Verhaltnisse zu ignoriren und sämmtliche Diagramme nach einem und demselben möglichst einfachen Schema so zu entwerfen, dass ausschliesslich die Zahlen- und Stellungsverhältnisse in ihren Verschiedenheiten hervortreten. Diesen Zweck ausschliesslich haben die im Folgenden mitgetheilten Diagramme, von denen die 406—408 einstweilen als Beispiele dienen mogen; sie sind nach der bereits p. 192 beschriebenen Regel construirt; der Punct oberhalb des Diagramms giebt immer die Lage der Mutteraxe der Bluthe an, der abwärts gekehrte Theil ist also der vordere. Obgleich blosse Puncte zur

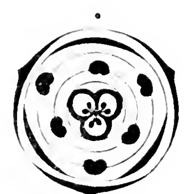


Fig. 406. Diagramm der Liliaceenblüthe.

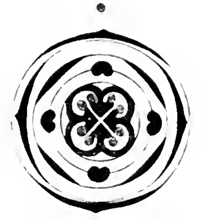


Fig. 407. Diagramm der Blüthe von Celastrus (nach Payer).

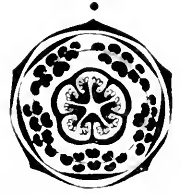


Fig. 408. Diagramm von Hypericum calycinum.

Bezeichnung der Zahl und Stellung der Blüthentheile vollkommen hinreichen, wurden dennoch, um dem Auge die rasche Orientirung zu erleichtern, für die verschiedenen Blattformationen verschiedene Zeichen gewählt; die Blätter der Hülle sind durch Kreisbogen dargestellt, an denen des äusseren Kreises oder des Kelches eine Art Mittelrippe angedeutet, dies blos zu dem Zweck, um sie auf den ersten Blick von den inneren unterscheiden zu können; das Zeichen für die Staubblätter ist einem Antherenquerschnitt ähnlich gewählt, jedoch auf die Lage der Pollensäcke und auf ihre Oeffnung nach innen oder aussen keine Rücksicht genommen; sind verzweigte Staubblätter vorhanden, so ist dieses dadurch ausgedrückt, dass das Staubblattzeichen in Gruppen auftritt, wie in Fig. 408, wo die fünf Gruppen den fünf verzweigten Staubblättern entsprechen. Das Gynaeceum ist wie ein vereinfachter Querschnitt des Fruchtknotens behandelt, weil es so sich am leichtesten von den übrigen Theilen unterscheidet; die Puncte oder Knoten innerhalb der Fruchtknotenfächer bedeuten die Samenknospen, die aber nur in solchen Fällen angedeutet sind, wo ihre Stellung sich in so einfachem Schema wirklich ausdrücken liess. Auf Verwachsung, Grösse, Form der einzelnen Theile ist überall keine Rücksicht genommen. — Der Construction dieser Diagramme wurden z. Th. eigene sorgfältige Untersuchungen, meist aber die entwickelungsgeschichtlichen Studien Payer's (Organogénie), ferner Beschreibungen anderer Autoren (Döll, Eichler, Braun) zu Grunde gelegt.

Ich unterscheide zwischen dem empirischen und theoretischen Diagramm; das empirische giebt nur die Zahlen- und Stellungsverhältnisse so wieder, wie man sie in der Blüthe bei genauer Untersuchung unmittelbar findet; enthält das Diagramm aber auch die Bezeichnung der Orte, wo Glieder abortirt sind, was durch Entwickelungsgeschichte und durch Vergleichung mit verwandten Pflanzen zu constatiren ist, enthält es überhaupt Bezeichnungen von Verhältnissen, die nur durch theoretische Betrachtungen zu gewinnen sind, so nenne ich es ein theoretisches Diagramm. Zeigt sich nun bei der Vergleichung von zahlreichen Diagrammen, dass sie, obgleich empirisch verschieden, doch dasselbe theoretische Diagramm ergeben, so nenne ich dieses gemeinsame theoretische Diagramm den Typus (das typische Diagramm), nach welchem jene gebildet sind. Ich halte die sorgfältige Feststellung solcher Typen für eine wichtige Aufgabe, deren Lösung für die Systematik der Angiospermen sehr förderlich werden kann. — Ist der Typus einmal ermittelt, so kann man die theoretischen Diagramme, welche demselben entsprechen, als abgeleitete Formen behandeln, in welchen einzelne Glieder verschwunden oder durch eine Mehrzahl von Gliedern ersetzt sind. Stellt man sich auf den Boden der Descendenztheorie, so entspricht der Typus einer noch existirenden oder bereits verschwundenen Blüthenform, aus welcher die Blüthen

mit abgeleiteten Diagrammen durch Degeneration (d. h. durch Abortus[1]) oder Vermehrung der Glieder) entstanden sind.

Einige Beispiele werden das Gesagte veranschaulichen. Die zwischen den Spelzen (Deckblatt und Vorblatt) sitzende Blüthe der Gräser lässt sich unter Annahme von Abortus verschiedener Theile aus dem durch Fig. 406 repräsentirten Blüthentypus, der selbst das empirische Diagramm der Liliaceen darstellt, ableiten, wie Fig. 409 zeigt; *A* zeigt das Diagramm von Bambusa, welches nur dadurch vom Typus abweicht, dass ihm der äussere Perigonkreis fehlt, was durch Puncte angedeutet ist; bei den meisten anderen Gräsern (*B*) fehlt aber ausserdem das hintere Blatt des inneren Perigons (welches letztere hier überhaupt nur in Form kleiner farbloser Schüppchen erscheint), der ganze innere Kreis des Androeceums und endlich das vordere Carpell; bei Nardus (*C*) ist dagegen das letztere allein vorhanden; alle fehlenden Theile sind durch Puncte angedeutet, die Diagramme insofern also theoretische; lässt man die Puncte weg, so erhält man die empirischen Diagramme (die Zahl und Stellung der Carpelle ist hier aus Zahl und Stellung der Narben erschlossen)[2].

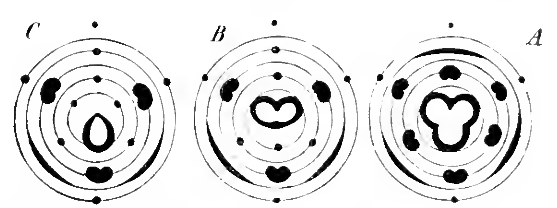



Fig. 409. Diagramm der Grasblüthen: *A* von Bambusa, *B* der meisten Gramineen, *C* von Nardus (nach Döll, Flora von Baden. I. p. 105 und 133).

Wie die Gramineenblüthe lässt sich auch die der Orchideen, obgleich äusserlich so ausserordentlich von jener verschieden, aus dem in Fig. 406 dargestellten Typus ableiten, der, wie schon erwähnt, zugleich das empirische Diagramm der Liliaceen ist. Während bei den Gräsern vor Allem das Perigon verkümmert oder theilweise abortirt, ist es hier in beiden Kreisen corollinisch entwickelt und gleich der ganzen Blüthe zygomorph (monosymmetrisch s. unten) ausgebildet; von dem typisch aus zwei alternirenden dreigliedrigen Kreisen bestehenden Androeceum kommt bei den meisten Orchideen nur ein einziges Staubgefäss und zwar das vordere des äusseren Kreises zur Ausbildung (*A*), die anderen abortiren; von ihnen treten aber zuweilen in der jungen Knospe noch Andeutungen auf, wie bei Calanthe veratrifolia (nach Payer, vergl. Fig. 394), wo wenigstens die zwei vorderen des inneren Kreises (nicht das hintere desselben) als kleine Höcker erscheinen, die aber bald wieder verschwinden; bei Cypripedium dagegen steht an Stelle des sonst fertilen Staubgefässes vorn in der Blüthe ein grosses Staminodium (Fig. 372), während die beiden seitlich vorderen Antheren des inneren Kreises sich fertil entwickeln (Fig. 410 *B*); an Stelle dieser bei Cypripedium fruchtbaren Stamina finden sich bei Ophrydeen zwei kleine Staminodien neben dem Gynostemium (vergl. Fig. 418 *D. st*); bei Uropedium werden sogar alle drei

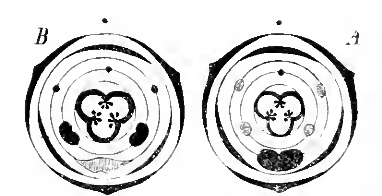



Fig. 410. Diagramme von Orchideen: *A* der gewöhnlichen Form. *B* von Cypripedium (vergl. Fig. 341 und Fig. 363): die Puncte bedeuten vollständig fehlende, die schraffirten Figuren angelegte, dann abortirte oder als Staminodien ausgebildete Stamina (vergl. den Text).

1) Gerade bei der Construction der Diagramme zeigt sich, dass die Annahme von Abortus auch da, wo die jüngsten Blüthenknospen keine Andeutung des verschwundenen Gliedes mehr zeigen, gerechtfertigt ist, wenn die Zahl und Stellung der vorhandenen Theile auf eine solche Annahme bestimmt hinweisen. Wer den Abortus in diesem Sinne nicht zugiebt, der dürfte auch nicht »Vermehrung«, Ersatz einzelner Glieder durch mehrere annehmen; beides hat nur vom Standpunct der Descendenztheorie aus einen Sinn, dann aber einen sehr bestimmten.

2) Vergl. ferner Döll: Beiträge im 36. Jahresber. des Mannheimer Vereins f. Naturkunde 1870, wo eine wirklich pentacyclisch trimere Grasblüthe (bei Streptochaete) beschrieben ist.

inneren Staubgefässe ausgebildet (Doll). Die mit dem Androeceum zum Gynostemium verwachsenen Carpelle sind zwar unter sich verschieden ausgebildet, eine Differenz, die indessen am unterständigen Fruchtknoten meist nicht bemerklich wird und im Diagramm daher nicht angedeutet ist. Der Anfänger, der diese Verhältnisse nachuntersuchen will, hat zu beachten, dass der lange unterständige Fruchtknoten der meisten Orchideen zur Blüthezeit Torsionen erfährt, wodurch die Hinterseite der Blüthe nach vorn zu liegen kommt; Querschnitte auch von älteren Knospen zeigen jedoch die wahre Stellung der Blüthe zu ihrer Abstammungsaxe deutlich.

So wie die Orchideen und Gräser lassen sich nun die meisten Monocotylenblüthen aus einem Typus ableiten, der in den Liliaceen wirklich beobachtet wird und eine Blüthe darstellt, welche aus fünf alternirenden, dreigliedrigen Kreisen besteht, von denen die zwei äusseren die Hülle, die beiden folgenden das Androeceum, der letzte das Gynaeceum darstellt; doch kann auch dieses durch zwei Kreise vertreten sein und zuweilen findet statt des Abortus eine Vermehrung innerhalb einzelner Kreise dadurch statt, dass an Stelle eines Gliedes deren zwei treten (so z. B. bei Butomus Fig. 382).

Die Vermehrung der typischen Gliederzahl eines Blüthenkreises kann auf verschiedene Art eintreten, wie die folgenden Beispiele zeigen. Nach den ausführlichen Untersuchungen Eichler's[1] lassen sich die Blüthen der Fumariacéen auf einen Typus zurückführen, in welchem sechs zweigliedrige, decussirte Paare vorhanden sind, nämlich:

zwei median gestellte Kelchbläter,
zwei laterale untere (äussere) } Blumenblätter,
zwei mediane obere (innere) }
zwei laterale Staubblätter,
zwei mediane (stets abortirte) Staubblätter,
zwei laterale Fruchtblätter.


Fig. 411. Diagramm der Fumariaceenblüthe (nach Eichler).

Die beiden lateralen Staubblätter sind aber bei manchen Fumariaceen (Dicentra, Corydalis) durch zwei Gruppen von je drei Staubfäden vertreten; jede Gruppe besteht aus einem mittleren und zwei seitlich neben ihm befindlichen Staubfäden, jener hat eine vierfächerige (ganze) Anthere, diese tragen je eine zweifächerige (halbe), ein Verhalten, welches Eichler durch die Annahme erklärt, dass die seitlichen Staubfäden nur Stipulargebilde (also Verzweigungen aus der Basis) des mittleren sind; bei den Hypocoeen nimmt Eichler eine Verwachsung von je zwei gegenüberstehenden Stipularstaubfäden an, so dass ein scheinbar viergliedriger Staubblattquirl entsteht.

Nach demselben Autor lassen sich die Blüthen der Cruciferen und Cleomeen (eine Abtheilung der Capparideen) von einem Typus ableiten, der durch Fig. 412 *A* dargestellt ist und bei Cleome droserifolia, Arten von Lepidium, Senebiera, Capsella als empirisches Diagramm auftritt. Diese typische Blüthe besteht aus

zwei medianen unteren } Kelchblättern,
zwei lateralen oberen }
vier diagonal gestellten Corollenblättern in einem Kreis,
zwei lateralen unteren } Staubblättern.
zwei medianen oberen }
zwei lateralen Carpellen.

Abweichungen von diesem Typus werden nun dadurch hervorgebracht, dass an Stelle je eines der oberen (inneren) Staubfäden deren zwei oder mehr auftreten, bei den Cruciferen

[1] A. W. Eichler: Ueber den Blüthenbau der Fumariaceen, Cruciferen und einiger Capparideen in Flora 1865, No. 28 bis 35 und 1869, p. 1. — Peyritsch: Ueber Bildungsabweichungen der Cruciferenblüthen, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. VIII, p. 117.

meist zwei (Fig. 413), bei den Cleomeen bald zwei, bald mehr (Fig. 412 *B*). Ein derartiger Ersatz eines Staubfadens durch zwei oder mehrere wird von Payer als Dedoublement, von Eichler u. A. als collaterale Chorise bezeichnet und scheint als eine sehr frühzeitig eintretende Verzweigung betrachtet werden zu können; darauf weist in diesem Falle z. B. die Thatsache hin, dass bei Atelanthera (einer Crucifere) die medianen Staubblätter nur gespalten, die beiden Hälftenpaare mit halben Antheren versehen sind, während bei Crambe jeder der vier inneren Staubfäden einen sterilen seitlichen Zweig treibt, was als Beginn einer noch weiteren Vermehrung der Staubblätter gedeutet werden könnte, die bei der

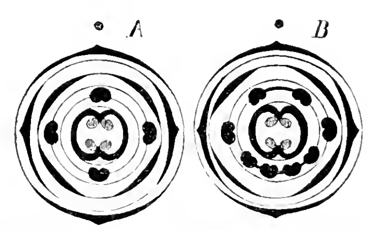
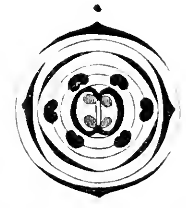


Fig. 412. Diagramme von Capparideen: *A* Cleome droserifolia, *B* Polanisia graveolens (nach Eichler).


Fig. 413. Diagramm der Cruciferenblüthe.

Crucifere Megacarpaea wie bei vielen Cleomeen wirklich vorkommt. Mag indessen die Vermehrung der typischen Zweizahl des inneren Staubblattkreises mechanisch und entwickelungsgeschichtlich auch noch dunkel sein, so scheint doch gewiss, dass gerade die Unbeständigkeit der Gliederzahl dieses Androeceumquirls darauf hinweist, dass bei den Cruciferen und Cleomeen in diesem Theil der Blüthe eine Abweichung von der ursprünglichen typischen Zweizahl eingetreten ist, während die anderen Blüthenkreise eine auffallende Constanz bewahren; nur im Gynaeceum macht sich bei den Cruciferen Tetrapoma, Holargidium eine Abweichung darin geltend, dass ausser den beiden lateralen noch zwei mediane Carpelle auftreten, welche einen vierklappigen Fruchtknoten bilden.

Eine wesentlich andere Art der Vermehrung der typischen Gliederzahl eines Blüthenkreises kann dadurch herbeigeführt werden, dass zwischen den bereits vorhandenen Gliedern innerhalb der noch sehr jungen Knospe neue gleichartige Glieder auf derselben Zone des Blumenbodens entstehen, dass also, wie es schon oben genannt wurde, neue Glieder interponirt werden. So fand ich es z. B. bei Dictamnus Fraxinella (Fig. 388); im Diagramm Fig. 414 ist dieses Verhalten dadurch ausgedrückt, dass die später auftretenden Staubblätter nicht schwarz gehalten sind wie die zuerst entstandenen, sondern nur schraffirt. Aus den Abbildungen und Beschreibungen Payer's glaube ich schliessen zu dürfen, dass bei der nahe verwandten Ruta und den in denselben Verwandtschaftskreis gehörigen Familien der Oxalideen, Zygophylleen, Geraniaceen derselbe Vorgang stattfindet, dass auch hier nachträglich fünf Staubfäden zwischen die schon angelegten fünf eingeschaltet (interponirt) werden.


Fig. 414. Diagramm von Dictamnus Fraxinella (vergl. Fig. 388).

Denkt man sich die fünf interponirten Staubfäden beseitigt, so bleibt eine regelmässig pentamere Blüthe mit vier fünfgliedrigen, alternirenden Kreisen übrig, wie sie bei den nahe verwandten Lineen und Balsamineen sich findet[1].

---

1) Döll (Flora des Grhzth. Baden. III, p. 1175, 1177) und Andere nehmen an, es sei zwischen Corolle und Fruchtknoten ein Kreis bei den Rutaceen, Oxalideen, abortirt, eine Annahme, die von der Entwickelungsgeschichte nicht unterstützt und durch das oben Gesagte überflüssig wird; den Abortus blos deshalb zu fordern, weil gewisse Kreise nicht alterniren, scheint mir zu weit zu gehen. Uebrigens dürften auch die 10 Staubgefässe der Epacrideen und Rhodoraceen nicht zweien, sondern nur einem Kreis angehören, in welchem fünf früher entstehen und fünf interponirt werden (vergl. Payer: Organogénie, Taf. 118).

**Blüthenformeln.** Das Diagramm kann unter Umständen wenigstens zum Theil durch einen aus Buchstaben und Zahlen zusammengesetzten Ausdruck ersetzt werden; in einer solchen Blüthenformel lassen sich zwar die Stellungsverhältnisse nicht immer genau ausdrücken, sie hat aber den Vorzug, dass sie sich mit gewöhnlichen Typen drucken lässt, und, was vielleicht höher anzuschlagen, sie ist einer weitgehenden Verallgemeinerung fähig, indem man die bestimmten Zahlen durch Buchstaben, als allgemeine Zahlenbezeichnungen, ersetzt.

Die Construction und Anwendung derartiger Ausdrücke wird sich an einigen Beispielen leicht verständlich machen lassen[1].

Die Formel $K3C3A3+3G3$ entpricht dem Diagramm der Liliaceen Fig. 406 und bedeutet also, dass jeder der beiden Hüllkreise, nämlich der äussere $K$ und der innere $C$ aus 3 Gliedern besteht, dass sich das Androeceum $A$ aus zwei dreigliedrigen Kreisen (3+3), das Gynaeceum wieder nur aus einem solchen aufbaut; das Diagramm zeigt, dass diese dreigliedrigen Kreise ohne Unterbrechung alterniren; da dies der gewöhnliche Fall bei Blüthen ist, so wird es nicht besonders bezeichnet. — Die Formel $K3C3A3^2+3G+3$ giebt die Zahlenverhältnisse der Blüthe von Butomus umbellatus (Fig. 382); sie unterscheidet sich von der vorigen dadurch, dass das Gynaeceum $G$ aus zwei dreigliedrigen Kreisen von Carpellen (3+3) besteht, und dass im Androeceum $A$ die typischen drei Stamina des äusseren Kreises durch je zwei Stamina ersetzt sind, was durch $3^2$ ausgedrückt ist. — Die Formel $K0C3A3+3G3$ entspricht dem Diagramm der Blüthe von Bambusa (Fig. 409 $A$) und unterscheidet sich von den ersten nur durch den Partialausdruck $K0$, welcher bedeutet, dass der äussere Perigonkreis abortirt ist. — Die Zahlenverhältnisse der Orchideenblüthe Fig. 410 $A$ würden sich durch die Formel $K3C3A\ddot{1}+0G3$ ausdrücken lassen, in welcher das Zeichen $A1+0$ bedeutet, dass der innere Kreis des Androeceums in allen Gliedern abortirt, dass dagegen im äusseren Kreise nur die beiden hinteren fehlschlagen, während das vordere äussere Stamen sich vollständig entwickelt; die Stellung der beiden Puncte über der Zahl (1) soll bedeuten, dass die abortirenden Glieder die hinteren sind; wären es vorn stehende Glieder, so würde man die Puncte unter die Zahl setzen wie in der Formel $K0C\dot{2}A3+0G\d{2}$, welche der gewöhnlichen Grasblüthe und dem Diagramm Fig. 409 $B$ entspricht. — Die Formel $K2C2A2+2G2$ giebt die Zahlenverhältnisse der aus decussirten Paaren aufgebauten Blüthe von Majanthemum bifolium, die Formel $K4C4A4+4G4$ oder auch $K5C5A5+5G5$ die Zahlenverhältnisse der aus vier- oder fünfgliedrigen Kreisen bestehenden von Paris quadrifolius wieder. Diese und die meisten anderen Formeln von Monocotylenblüthen lassen sich nun in einen allgemeinen Ausdruck

$$KnCnAn+nGn(+n)$$

vereinigen, welcher aussagt, dass die zu diesem Typus gehörigen Blüthen gewöhnlich aus fünf gleichzähligen, alternirenden Quirlen sich aufbauen, wovon zwei als Hüllkreise, zwei als Staminalkreise, gewöhnlich einer als Carpellkreis entwickelt; die Klammer $(+n)$ am Schluss der Formel bedeutet, dass zuweilen noch ein zweiter Carpellkreis vorkommt; die allgemeine Zahl $n$ kann, wie die mitgetheilten Beispiele zeigen, den Werth 3 oder 2, oder 4, oder 5 haben; gewöhnlich ist $n=3$. Tritt in einem Kreise eine beträchtliche Vermehrung der Gliederzahl ein, und ist diese Zahl, wie gewöhnlich in solchen Fällen, eine schwankende, so kann dies durch das Zeichen $\infty$ ausgedrückt werden; so ist z. B. für Alisma Plantago $K3C3A3+3G\infty$.

Es wurde schon erwähnt, dass die Stellung der Kreise nicht weiter bezeichnet wird, wenn sie alterniren; tritt eine Abweichung von dieser Regel ein, so kann dies durch verabredete Zeichen mehr oder minder genau ausgedrückt werden; so würde z. B. in der Formel der Cruciferenblüthen (Fig. 413) $K2+2C\times4A2+2^2G2(+2)$ das Zeichen $C\times4$ bedeuten,

2) Schon Griesebach (Grundriss der syst. Bot. Göttingen 1854) hat die Zahlenverhältnisse der Blüthen in ähnlicher Weise bezeichnet, indem er die Zahlen der Quergliederr einfach hinter einander schrieb, auch Verwachsungen durch Striche andeutete.

dass den decussirten Paaren des Kelches die Corolle als viergliedriger Quirl folgt, dessen Glieder aber zu den vorigen diagonal gestellt sind; um die Superposition zweier auf einander folgender Quirle auszudrücken, könnte man einen senkrechten Strich hinter die Zahl des ersten setzen, z. B. $K5C5 \mid A5^{v}G5$; in dieser für Hypericum calycinum geltenden Formel würde $\mid A5^{v}$ bedeuten, dass das Androeceum aus fünf verzweigten ($5^{v}$) Staubblättern besteht, welche den Gliedern der Corolle superponirt ($C5 \mid A$) sind; soll endlich angezeigt werden, dass zwischen die Glieder eines Quirls die eines zweiten auf gleicher Höhe interponirt sind, so könnte man die Zahl der neu hinzukommenden Glieder einfach neben die des ursprünglichen Quirls setzen: also dem Diagramm Fig. 414 entsprechend $K5C5A5{\cdot}5G5$.

Bei den bisher aufgeführten Formeln wurden etwaige Verwachsungen nicht beachtet; man kann sie aber unter Umständen leicht durch verabredete Zeichen andeuten; so würde in der Formel für Convolvulus $K5\overset{\frown}{C5}A5\overset{\frown}{G2}$ die Bezeichnung $\overset{\frown}{C5}$ eine fünfgliedrige gamopetale Corolle, $\overset{\frown}{G2}$ einen zweigliedrigen (aus zwei Carpellen verwachsenen) Fruchtknoten bedeuten; in der Blüthenformel der Papilionaceen $K\overset{\frown}{5C}5A\overset{\frown}{5+4}+1G1$ würde dagegen der Ausdruck $\overset{\frown}{A4+}4+1$ besagen, dass die fünf Stamina des äusseren und vier des inneren Kreises zu einer Röhre verwachsen sind, während das hintere des inneren Kreises frei bleibt[1].

Die Art der Formelschreibung wird nach dem Zweck, den man eben verfolgt, verschieden ausfallen müssen; je mehr Beziehungen man ausdrücken will, desto complicirter wird die Formel werden, und man hat dann darauf zu achten, dass sie nicht etwa durch Ueberladung mit vielen Zeichen ihre Uebersichtlichkeit verliert.

Die bisher mitgetheilten Formeln bezeichnen sämmtlich cyclische Blüthen; spiralig gestellte Blüthentheile könnte man durch ein vorgesetztes $\sim$ als solche kenntlich machen und ihrer Zahl auch den Divergenzbruch beifügen; so könnte z. B. die Formel $K\sim{}^{2}/_{5}5\,C\sim{}^{3}/_{8}8\,A\sim{}^{8}/_{21}\infty\,G\sim 3$ die Stellungs- und Zahlenverhältnisse von Aconitum nach Braun's Angaben ausdrücken und bedeuten, dass alle Blattformationen dieser Blüthe spiralig gestellt sind, und dass der Kelch aus 5 Blättern nach $^{2}/_{5}$ Divergenz, die Corolle aus 8 nach $^{3}/_{8}$ Divergenz, das Androeceum aus unbestimmt vielen Staubblättern nach $^{8}/_{21}$ Divergenz besteht; es würde aber auch genügen, das Zeichen der spiraligen Stellung, da es in allen Formationen wiederkehrt, nur einmal und vor die ganze Formel zu setzen, also:

$$\sim K{}^{2}/_{5}5\cdot C{}^{3}/_{8}8\,A{}^{8}/_{21}\infty\,G3.$$

Bei den cyclisch geordneten Blüthen ist die Angabe der Divergenz im Allgemeinen überflüssig, da die Glieder jedes Quirls gewöhnlich gleichzeitig entstehen und so gestellt sind, dass sie den Kreis in gleiche Theile theilen; entstehen sie ungleichzeitig nach einer bestimmten Divergenz im Kreise fortschreitend, wie die meisten drei- und fünfgliedrigen Kelche, so kann dies durch Angabe der Divergenz hinter der Gliederzahl angedeutet werden, z. B. bei den Lineen; $K5{}^{2}/_{5}C5A5\overset{\frown}{G5}$; entstehen dagegen die Glieder eines Quirls von vorn nach hinten fortschreitend, so kann dies ein aufrechter Pfeil $\uparrow$ anzeigen z. B. Papilionaceen $K5\uparrow C5\uparrow A5\uparrow + 5\uparrow G1$, entstehen sie von hinten nach vorn, so wird der Pfeil nach unten gerichtet; z. B. Reseda $Kn\downarrow Cn\downarrow Ap\downarrow + q\uparrow Gr$, wo wegen der Variabilität der Zahlen in den Kreisen Buchstaben gesetzt sind (vergl. Payer, organogénie, und unten sub 3).

3) Enstehungsfolge der Blüthentheile. Wie an anderen Sprossaxen entstehen auch an der Axe des Blüthensprosses die Blattgebilde in acropetaler Ordnung unterhalb des fortwachsenden Scheitels; bei der Blüthenbildung ist es aber nicht selten, dass das Scheitelwachsthum der Axe erlischt oder doch sich sehr verlangsamt, während das Axengewebe (der Blüthenboden) noch an Umfang zunimmt und zugleich Querzonen intercalaren Längenwachsthums hervortreten. Unter solchen Umständen wird die acropetale Entwickelungsfolge gestört, und es können zwischen den schon gebildeten Blattkreisen neue eingeschaltet werden. Aber auch innerhalb desselben Blüthenkreises können die einzelnen Glieder in sehr verschiedener Reihenfolge auftreten, je nachdem die blattbildende Zone des

1) Vergl. auch Rohrbach, Bot. Zeitg. 1870, p. 816 ff.

Blüthenbodens ringsum gleichmässig sich verhält (bei polysymmetrischen Blüthen) oder auf der Vorderseite oder Hinterseite in ihrer Entwickelung vorauseilt (besonders bei monosymmetrischen, zygomorphen Blüthen).

Bei den spiraligen Blüthen[1]) machen sich derartige Störungen der acropetalen Entwickelungsfolge um so weniger geltend, je zahlreicher die spiralig geordneten Glieder sind, und je länger das Scheitelwachsthum der Blüthenaxe andauert; die spiralig (schraubig) geordneten Glieder entstehen eines nach dem anderen in aufsteigender Ordnung, die Divergenz kann dabei constant bleiben oder sich ändern. So entstehen nach Payer bei den Ranunculaceen und Magnolien die Hüllblätter und Staubfäden zwar in continuirlicher Spirale, aber jeder Cyclus der letzteren ist aus einer grösseren Zahl von Gliedern gebildet als bei jener; bei Helleborus odorus z. B., wo alle Organe der Blüthe spiralig geordnet sind, enthält der corollinische Cyclus nur 13, jeder staminale 21 Glieder. Nach Braun ist bei Delphinium Consolida der Kelch ein Cyclus der $^2/_5$-Stellung[2]), dann erleidet die Divergenz eine kleine Aenderung, ohne aber von $^2/_5$ auffallend abzuweichen, der erste Cyclus dieser veränderten Stellung ist die Blumenkrone, die drei folgenden sind die Staubblätter, den Schluss macht ein Carpell; bei Nigella, Abtheilung Garidella, ist der erste $^2/_5$-Cyclus Kelch, der zweite die Blumenkrone, dann folgt eine etwas veränderte $^3/_8$-Stellung, von welcher die Staubblätter einen bis zwei Cyclen einnehmen, den Schluss machen drei bis vier Carpelle: bei Delphinium, Abtheilung Delphinellum, ist der Kelch ein $^2/_5$-Cyclus, die Blumenkrone ein $^3/_8$-Cyclus, dann folgen zwei bis drei Cyclen einer Annäherungsstellung an $^3/_8$ als Staubblätter, die Spirale schliesst mit drei Carpellen; bei Delphinium, Abtheilung Staphisagria, und Aconitum ist der Kelch ein $^2/_5$-Cyclus, die Blumenkrone ein $^3/_8$-Cyclus, die Staubblätter stehen in ein bis zwei Cyclen der $^8/_{21}$- oder der $^{13}/_{34}$-Divergenz; drei bis fünf, selten mehr Fruchtblätter machen den Schluss. Man hat bei diesen Stellungsverhältnissen zu beachten, dass die Glieder auf einander folgender Cyclen in Orthostichen stehen, wenn die Divergenz constant bleibt, dass die Orthostichen aber in schiefe Reihen übergehen, wenn sich die Divergenz um einen geringen Betrag ändert.

Bei cyclischen Blüthen hat man zunächst die Entstehungsfolge der Kreise unter sich und dann die Entstehung der Glieder innerhalb eines Kreises zu unterscheiden, obgleich beides thatsächlich eng zusammenhängt. Eine Störung der acropetalen Reihenfolge in der Entstehung der Kreise macht sich z. B. dann geltend, wenn die Carpelle bereits angelegt werden, bevor sämmtliche (tiefer als sie stehende) Staubblätter hervorgetreten sind (Rubus, Potentilla, Rosa[3]), oder wenn der Kelch erst nach dem Androeceum entsteht (Hypericum calycinum Hofmeister), oder wenn der Kelch erst nach der schon weit vorgeschrittenen Ausbildung der Corolle, selbst erst nach Anlage der Stamina und Carpelle bemerklich wird, wie bei den Compositen, Dipsaceen, Valerianeen, Rubiaceen.

Eine der merkwürdigsten Abweichungen von der allgemeinen Regel der Entwickelungsfolge der Blüthenkreise tritt bei den Primulaceen insofern auf, als bei ihnen oberhalb des Kelches fünf Protuberanzen (Primordien) auf dem Blüthenboden entstehen, aus deren jeder ein Stamen emporwächst; aus der Rückenseite (Unterseite) der Staminalbasis oder des Primordiums sprosst später je ein Corollenzipfel hervor. Pfeffer, der diese Entwickelungsfolge beobachtete (Jahrb. f. wiss. Bot. VII. p. 194), hält sie auch für die (fünfmännigen) Hypericineen und für die Plumbagineen für wahrscheinlich; er deutet die Corollenzipfel also als dorsale Auswüchse der Staubblätter (rückenständige Ligulargebilde), wie wir deren z. B. an den Staubblättern der Asclepiadeen in Form caputzenförmiger Nectarien, bei Vorhandensein einer wirklichen Corolle vorfinden. Die Primulaceenblüthe wäre also ihrer Anlage nach

---

1) Vergl. Payer: organogénie, p. 707 ff. und Braun: Jahrb. f. wiss. Bot.: über den Blüthenbau der Gattung Delphinium.

2) Man vergl. jedoch das unten über die nach $^1/_3$- und $^1/_5$-Divergenz entstehende Sepala und Petala.

3) Vergl. Hofmeister: allgem. Morph. p. 463 ff., wo auch die betreffenden Beobachtungen Payer's zusammengestellt sind.

apetal im morphologischen Sinne des Worts, da die Corolle nicht einen eigenen Blüthenkreis, sondern nur einen Auswuchs des Staminalkreises darstellt. — Bei anderen Dicotylenfamilien dagegen entstehen superponirte Corollen und Androeceen gesondert und in acropetaler Folge, so z. B. bei den Ampelideen, wahrscheinlich auch den Rhamneen, Santalaceen, Chenopodeen u. a.

Innerhalb eines Blüthenkreises können, zumal dann, wenn die Blüthen selbst sich später zygomorph ausbilden, die einzelnen Glieder nach und nach von vorn nach hinten oder umgekehrt fortschreitend entstehen: so entsteht z. B. bei den Papilionaceen das vordere mediane Kelchblatt zuerst, dann gleichzeitig rechts und links eines, endlich die beiden hinteren; noch bevor diese letzten hervortreten, entstehen die beiden vorderen Petala, auf welche nach hinten rechts und links fortschreitend die andern vier folgen; ebenso wird auch das Androeceum (aus zwei fünfzähligen alternirenden Kreisen bestehend) von vorn nach hinten successive angelegt. (Ueber die nahe verwandten Caesalpinieen vergl. Rohrbach bot. Zeitg. 1870, p. 826). Bei den Resedaceen (Reseda und Astrocarpus) dagegen entstehen die Petala, Stamina und Carpelle nach Payer von hinten anfangend, beiderseits fortschreitend nach vorn (vergl. p. 191, Fig. 145).

Wenn der Kelch aus Blattpaaren besteht, so bilden sich, wie Payer hervorhebt, die Sepala eines Paares gleichzeitig; ist der Kelch jedoch ein drei- oder fünfzähliger Kreis, so entstehen seine Glieder gewöhnlich nach einander und nach der Divergenz $^1/_3$ oder resp. $^2/_5$ fortschreitend; die darauf folgenden Kreise (Corolle, Stamina, Carpelle) pflegen dann aber (abgesehen von den genannten und noch zu nennenden Ausnahmen) als simultane Quirle aufzutreten. Es mag hier darauf aufmerksam gemacht werden, dass die Entstehungsfolge nach einer bestimmten Divergenz, z. B. $^1/_3$ oder $^2/_5$ von einem Puncte aus fortschreitend, an sich noch kein Beweis dafür ist, dass die Stellung eine spiralige sei[1]; sie kann dabei ebenso gut ein Quirl sein; es hängt das eben davon ab, ob die betreffenden Blattgebilde auf gleicher Höhe (in gleicher Distanz vom Blüthencentrum) oder nicht entstehen; ist jenes der Fall, so ist es ein Quirl; wenn die Glieder jedoch in acropetaler Ordnung in verschiedenen Höhen (dem Blüthencentrum sich mit jedem Divergenzschritt nähernd) auftreten, so ist es eine spiralige Anordnung; letzteres scheint bei vielen Kelchen wirklich der Fall zu sein, ob dies aber immer da, wo die Sepala nach $^1/_3$ oder $^2/_5$ Divergenz entstehen, zutrifft, ist sehr fraglich.

Hier sind nun auch die schon oben genannten Fälle nochmals hervorzuheben, wo zwischen den Gliedern eines Kreises auf gleicher Höhe mit diesen neue Glieder entstehen[2]. Bei den Oxalideen, Geraniaceen, Rutaceen, Zygophylleen wird so ein ganzer fünfgliedriger Kreis zwischen die schon vorhandenen Stamina interponirt; bei Peganum Harmala wird nach Payer sogar ein Kreis von 10 Staubfäden gebildet, die paarweise nicht zwischen den ersten fünf, sondern tiefer als diese, an den Basen der Petala entstehen; ob die später entstehenden Stamina auf gleicher Höhe mit den ersten oder tiefer als diese hervortreten, richtet sich offenbar danach, wo bei den Formveränderungen des wachsenden Blüthenbodens gerade mehr Raum frei wird. Eine noch weiter gehende Abweichung von dem gewöhnlichen Verhalten findet sich bei den Acerineen, Hippocastaneen, Sapindaceen, wo nach Payer zuerst ein fünfgliedriger Staminalwirtel alternirend mit der Corolle entsteht, in welchen dann nachträglich ein unvollständiger Kreis von zwei bis vier Staubfäden auf gleicher Höhe eingeschaltet wird, wie die Abbildungen des genannten Autors zeigen. Bei Tropaeolum entstehen dagegen nach Payer und Rohrbach[3] nach Anlage der Petala zunächst drei Stamina, zwischen

---

1) Vergl. die succedanen, ächten Quirle der Charen u. Salvinien.

2) Vergl. darüber auch Pfeffer in Jahrb. f. wiss. Bot. VIII, p. 205.

3) Rohrbach (Bot. Zeitg. 1869, No. 50, 51) deutet indessen diese Beobachtungen anders, als oben angedeutet ist; die gleiche oder selbst grössere Entfernung der späteren Staubfäden vom Blüthencentrum beweist aber entschieden, dass hier eine von aussen nach innen fortschreitende Entstehung in spiraliger Anordnung nicht angenommen werden kann.

denen dann noch fünf neue auftreten, deren Entfernung vom Blüthencentrum aber eher grosser als die der drei primären ist.

4) Symmetrie der Blüthe. Wendet man die in der allgemeinen Morphologie p. 208 dargestellten Betrachtungen auf die Blüthensprosse an, so zeigt sich, dass bei ihnen viel häufiger als bei anderen Sprossen wirkliche Symmetrie und entschiedene Bilateralität vorkommt. Abweichend von dem laxen Sprachgebrauch vieler Botaniker verstehe ich auch hier unter symmetrischen Gebilden solche, die sich in Hälften theilen lassen, von denen die eine als genaues Spiegelbild der anderen erscheint; ist eine Blüthe nur durch eine einzige Ebene in dieser Art theilbar, so nenne ich sie einfach symmetrisch oder monosymmetrisch; lässt sie sich durch zwei oder mehr Schnitte jedesmal symmetrisch theilen, so heisst sie doppelt oder resp. mehrfach symmetrisch (polysymmetrisch); der schon von Braun angewendete glückliche Ausdruck »zygomorph« kann gleichzeitig für monosymmetrische und solche doppelt symmetrische Blüthen gelten, deren mediane Theilung ganz anders geformte Hälften ergiebt als die laterale Theilung (z. B. Dicentra). Regelmässig nenne ich eine polysymmetrische Blüthe nur dann, wenn die symmetrischen Hälften, welche die eine Theilung liefert, gleich oder sehr ähnlich sind den symmetrischen Hälften, welche jede andere Theilung liefert, oder was dasselbe bedeutet, wenn man durch zwei, drei oder mehr Längsschnitte eine Blüthe in vier, sechs oder mehr gleiche oder ähnliche Ausschnitte (Sectoren) theilen kann.

Bei der genauen Bestimmung der Symmetrieverhältnisse einer Blüthe hat man zunächst zwischen den Stellungsverhältnissen, wie sie das Diagramm darstellt, und der Gesammtform der Blüthe, wie sie sich in der Ausbildung der Organe verwirklicht, zu unterscheiden.



Fig. 415. Blüthe von Heracleum pubescens mit zygomorpher Corolle.

Beachtet man zunächst nur die Stellungsverhältnisse, so leuchtet ein, dass diese in rein spiralig aufgebauten Blüthen niemals symmetrisch vertheilt sein können, dass aber in hemicyclischen wenigstens die cyclisch geordneten Glieder auch möglicherweise symmetrisch vertheilt sind. — Sind die Blüthentheile dagegen sämmtlich im Kreise geordnet, so sind sie auch gewohnlich mono- oder polysymmetrisch auf dem Blüthenboden vertheilt; so ist z. B. das Diagramm Fig. 406 durch drei Ebenen, das Fig. 407 durch vier, das Fig. 408 durch fünf Ebenen symmetrisch theilbar und regelmässig; dagegen lässt sich Fig. 409 *B* und *C* ebenso wie Fig. 410 nur durch eine Ebene symmetrisch halbiren, und diese ist zugleich der Medianschnitt. Das Diagramm Fig. 411 lässt sich durch den Medianschnitt in zwei symmetrische Hälften zerlegen, die von denen, welche der Lateralschnitt liefert, verschieden sind[1]; das Diagramm ist zygomorph gleich denen in Fig. 409 *B*, *C* und in Fig. 410, diese aber sind einfach, jenes doppelt symmetrisch.

Die Symmetrie der fertigen entfalteten Blüthe hängt zwar gewöhnlich mit den Symmetrieverhältnissen des Diagramms (welches nur Zahl und Stellung der Theile repräsentirt) genetisch zusammen, wie z. B. aus Fig. 416 und 418 verglichen mit Fig. 410 *A* einleuchtet:

1) Der Anfänger kann sich diese Verhaltnisse leichter klar machen, wenn er eine Spiegelplatte mit der glattgeschnittenen Kante senkrecht auf das Papier, die Figur des Diagramms durchschneidend aufstellt.

insofern aber die Gesammtform der fertigen Blüthe wesentlich von den Umrissen, Dimensionen, Drehungen, Biegungen und Krümmungen der einzelnen Blüthentheile bestimmt wird, nehmen diese Momente auch auf die Symmetrieverhältnisse der entfalteten Blüthe vorwiegend Einfluss, und zwar in dem Grade, dass selbst Blüthen mit spiralig gestellten Blattgebilden bezüglich ihrer Gesammtform monosymmetrisch zygomorph werden können, wie dies z. B. bei Aconitum und Delphinium in hohem Grade der Fall ist; es ist jedoch zu beachten, dass hier die zygomorphe Gesammtform vorwiegend oder ausschliesslich durch Kelch und Blumenkrone vermittelt wird, deren spiralige Anordnung vielleicht noch in

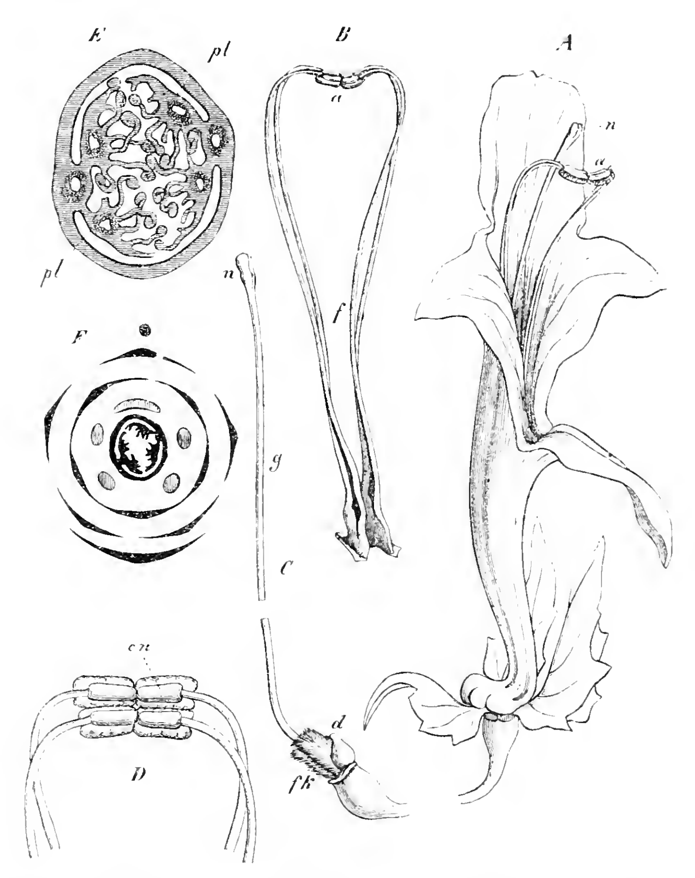



Fig. 416. Zygomorphe Blüthe von Columnea Schiedeana (einer Gesneracee): *A* ganze Blüthe nach Wegnahme zweier Kelchblätter; *B* das Androeceum; *C* das Gynaeceum; *D* die verklebten Antheren vergrössert und von hinten gesehen; *E* Querschnitt des Fruchtknotens; *F* das Diagramm.— *a* Antheren, *n* Narbe, *g* Griffel, *fk* Fruchtknoten, *d* das Staminodium als Nectarium ausgebildet; *pl* die seitlich schiefen Placenten.

Zweifel gezogen werden könnte, die aber jedenfalls auf einer so schmalen Zone des Blüthenbodens eingefügt sind, dass ihre Stellung einer cyclischen (verticillirten) gleich geachtet werden kann. Ist dagegen die Blüthenaxe hinreichend verlängert, um die spiralige Anordnung als eine deutlich schraubig aufsteigende hervortreten zu lassen, wie im Perianth und Androeceum der Nymphaeen, im Androeceum und Gynaeceum der Magnolien, da scheint auch die spätere Ausbildung der Organe keine zygomorphe oder überhaupt irgend eine wirklich symmetrische Gesammtform zu ergeben.

Dagegen tritt die zygomorphe und monosymmetrische Gesammtform sehr häufig bei den Blüthen auf, deren Theile in Quirle geordnet sind. Sehr entschiedener Zygomorphismus

ist nicht selten mit theilweisem oder völligem Abortus gewisser Glieder verbunden, wie bei Columnea (Fig. 416) und anderen Gesneraceen, wo das hintere Staubblatt sich in ein kleines Nectarium umwandelt, während es bei den Labiaten vollständig fehlt; noch viel weiter geht dies bei den Orchideen, wo von den sechs typischen Staubblättern nur das median vordere äussere, oder zwei seitlich vordere innere zur Entwickelung kommen. Zuweilen wird die spätere monosymmetrische Gesammtform schon bei der ersten Anlage der Blüthentheile in der Entstehungsfolge derselben gewissermassen vorbereitet, insofern diese nicht gleichzeitig in einem Quirl und nicht nach einer bestimmten Divergenz im Kreise fortschreitend, sondern so angelegt werden, dass die Entwickelung mit einem vorderen oder einem hinteren Gliede beginnt und dann gleichzeitig rechts und links von der Mediane nach der entgegengesetzten Seite des Kreises fortschreitet, wie oben für die Papilionaceen einerseits, die Resedaceen andererseits bereits hervorgehoben wurde.

Bei den zygomorphen Blüthen der Fumariaceen ist das Diagramm (Fig. 411), wie schon hervorgehoben wurde, durch zwei Ebenen in verschiedener Weise symmetrisch theilbar: Vorder- und Hinterhälfte unter sich symmetrisch gleich, sind verschieden von rechter und linker Hälfte, die ebenfalls unter sich symmetrisch gleich sind; dem entsprechend verhält sich auch die Gesammtform der fertigen Blüthe bei Dicentra; bei Fumaria und Corydalis dagegen wird die rechte Seite von der linken abweichend ausgebildet, die eine erzeugt einen Sporn, die andere nicht, während Vorder- und Hinterseite symmetrisch bleiben; in diesem Falle fällt also die Symmetrieebene mit dem Lateralschnitt zusammen; bei den zygomorphen Blüthen mancher Solaneen schneiden sich Symmetrieebene und Mediane unter einem spitzen Winkel; die bei Weitem grösste Zahl der zygomorphen, monosymmetrischen Blüthen aber ist so ausgebildet, dass die Medianebene zugleich den symmetrisch theilenden Längsschnitt darstellt, so z. B. bei den Labiaten, Papilionaceen, Orchideen, Scitamineen, Delphinium, Aconitum, Lobeliaceen, Compositen u. a.[1] — Die zygomorphe Ausbildung findet sich vorwiegend bei den seitlichen Blüthen ährenförmiger und traubiger oder rispiger Blüthenstände, sie tritt aber auch in cymösen Inflorescenzen auf, wo alle Blüthen Endblüthen sind (Labiaten, Echium); es scheint, als ob die kräftige Entwickelung einer Hauptspindel des gesammten Blüthenstandes, gleichgiltig, ob die letzten Auszweigungen cymöse Partialinflorescenzen liefern oder nicht, oft entscheidend wäre für die zygomorphe Bildung der Blüthen, wie die Labiaten, Aesculus und Scitamineen zeigen; eine ähnliche Wirkung scheint die Bildung einer kräftigen Scheinaxe sympodialer Inflorescenzen zu üben (Echium).

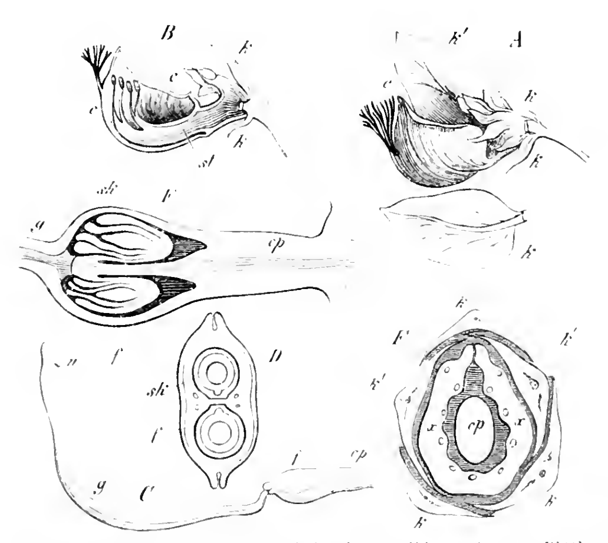


Fig. 417. Zygomorphe Blüthe von Polygala grandiflora: *A* ganze Blüthe von der Seite gesehen nach Wegnahme eines Kelchblattes *k*; *B* symmetrisch getheilte Blüthe ohne das Gynaeceum; *C* das vergr. Gynaeceum; *D* Querschnitt des Fruchtknotens; *E* medianer Längsschnitt desselben; *F* Querschnitt der Blüthe. — *k* Kelch, *c* Corolle, *st* Staubfadenröhre; *cp* Gynophorum; *f* der Fruchtknoten; *g* Griffel, *n* Narbe; *sk* Samenknospen; *xx* die aus den verwachsenen Corollen- und Staubblättern gebildete Röhre.

1) Man hat bei derartigen Beobachtungen auf Drehungen, wie am Fruchtknoten der Orchideen, am Blüthenstiel der Fumariaceen u. s. w. zu achten.

5) Die Frucht der Angiospermen ist der in Folge der Befruchtung herangewachsene und physiologisch veränderte, die reifen Samen enthaltende Fruchtknoten. Oft fallen die Griffel und Narben ab (Cucurbita, Gräser u. v. a.); nicht selten gehen von den Samenknospen einzelne zu Grunde, die Zahl der Samen ist also geringer als die der Samenknospen; wenn sämmtliche Samenknospen eines oder mehrerer Fächer eines mehrfächerigen Fruchtknotens bei der Reife verschwinden, so wächst nur das fertile Fach weiter, die anderen werden theilweise oder ganz verdrängt und mehr oder minder unkenntlich, der mehrfächerige Fruchtknoten liefert also eine einfächerige, oft nur einsamige Frucht: so entsteht aus dem dreifächerigen, zwei Samenknospen in jedem Fach enthaltenden Fruchtknoten von Quercus eine einsamige, einfächerige Frucht, die Eichel; weniger vollständig ist die Verdrängung von zwei bis vier Fächern sammt ihren Samenknospen bei dem drei- bis fünffächerigen Fruchtknoten der Linde, deren Frucht meist einsamig ist.

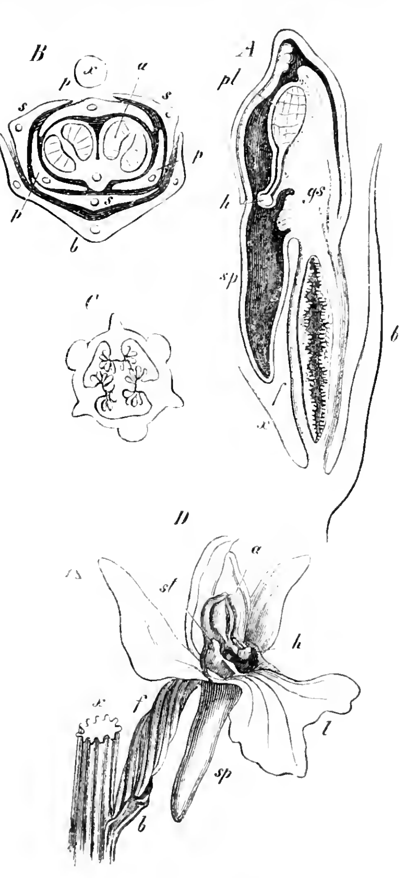



Fig. 418. Die zygomorphe Blüthe von Orchis maculata: *A* Knospe, median symmetrisch getheilt; *B* Querschnitt der Knospe; *C* Querschnitt des Fruchtknotens; *D* ganze Blüthe, völlig entwickelt, nach Wegnahme eines seitlichen Perigonblattes. — *x* die Mutteraxe der Blüthe, *b* Deckblatt, *s* äussere, *p* innere Perigonblätter, deren hinteres zum Labellum *l* wird; *a* die einzige Anthere; *st* Staminodien; *gs* Gynostemium; *pl* Pollinarium; *h* dessen Klebscheibe; *sp* Sporn des Labellum; *f* der unterständige in *D* gedrehte Fruchtknoten (vergl. das Diagramm Fig. 410).

Andrerseits erleiden auch Theile, die nicht zum Gynaeceum oder selbst nicht einmal zur Blüthe gehören, in Folge der Befruchtung Veränderungen; das ganze so entstandene Gebilde kann als eine Scheinfrucht bezeichnet werden, die also zusammengesetzt ist aus einer Frucht oder einer Mehrheit ächter Früchte und den eigenthümlich ausgebildeten Theilen der Umgebung; so ist z. B. die Erdbeere eine Scheinfrucht, bei welcher der die ächten, kleinen Früchte tragende Axentheil der Blüthe fleischig (pulpös) angeschwollen ist, während bei der Hagebutte (Rosenfrucht) der urnenformig ausgehöhlte Blüthenstiel (das Receptaculum) die reifen Einzelfrüchte als rothe oder gelbe saftige Hülle umgiebt; in demselben Sinne ist auch der Apfel eine Scheinfrucht; die Maulbeere entsteht aus einer ganzen Blüthenähre, indem die Perigonblätter jeder einzelnen Blüthe fleischig anschwellen und die kleine trockene Frucht umgeben; bei der Feige ist es der ausgehöhlte, auf der Innenseite mit Früchten besetzte Stiel der ganzen Inflorescenz, der die Scheinfrucht darstellt.

Geht man von der Definition, dass jeder reife Fruchtknoten eine Frucht darstellt, aus, so können aus einer Blüthe mehrere Früchte entstehen, wenn nämlich in der Blüthe mehrere oder viele monomere Fruchtknoten vorhanden sind, oder was dasselbe bedeutet, wenn die Blüthe eine polycarpische ist; man hat das reif gewordene Gynaeceum in diesem Fall als fructus multiplex bezeichnet, viel besser wäre der Ausdruck Syncarpium; so bilden z. B. die kleinen Früchte einer Blüthe von Ranunculus oder Clematis, die grösseren in einer Blüthe von Paeonia oder Helleborus zusammen ein Syncarpium; auch die Brombeere ist ein solches, gebildet von zahlreichen pflaumenähnlichen Früchten einer Blüthe; ebenso

umschliesst das pulpöse Receptaculum der Hagebutte ein Syncarpium, dessen Einzelfrüchte hier aber trocken, nicht pulpös sind. Das Syncarpium ist nicht zu verwechseln mit dem zu einer Scheinfrucht umgebildeten Blüthenstand, wie ihn die bereits genannte Maulbeere und Feige, ebenso die Ananas und die Scheinfrucht von Bethamia fragifera darstellen.

Der einzige mehrfächerige Fruchtknoten einer Blüthe kann sich so umgestalten, dass aus ihm zwei oder mehr samenhaltige Theile hervorgehen, deren jeder scheinbar eine gesonderte Frucht darstellt und als Mericarpium oder Theilfrucht zu bezeichnen ist; es kann diese Sonderung schon frühzeitig bei beginnender Fruchtbildung eintreten, wie bei Tropaeolum, wo jedes Fach, einen Samen umschliessend, sich abrundet und von den anderen endlich als eine geschlossene Theilfrucht sich trennt, und bei den Borragineen und Labiaten, wo jedes der beiden Carpelle zwei einsamige Auswölbungen erzeugt, die sich endlich als vier gesonderte, den Griffel umstehende Theilfrüchte hier Clausen genannt trennen. Oder die Sonderung findet erst durch Spaltung und Zerreissung gewisser Gewebeplatten der Frucht bei voller Reife statt, wie bei den Umbelliferen und Acer, wo die Frucht durch Längstheilung der Scheidewand in zwei einsamige Hälften (Mericarpien) zerfällt; die fünffächerige Frucht von Geranium spaltet sich in fünf einsamige Theilfrüchte.

Die ächten einzelnen Früchte sind nun im Allgemeinen einfächerig oder mehrfächerig, je nachdem es der Fruchtknoten war; der einfächerige Fruchtknoten kann aber durch falsche Scheidewände (d. h. solche, die nicht als eingeschlagene Ränder der Carpelle zu betrachten sind) eine mehrfächerige Frucht liefern, deren Fächer entweder über oder neben einander liegen (z. B. die Gliederhülsen mancher Leguminosen und von Cassia fistula mit über einander liegenden, die zweifächerige Hülse von Astragalus mit zwei neben einander liegenden falschen Fächern); der mehrfächerige Fruchtknoten dagegen kann durch Verdrängung eines oder mehrerer Fächer eine einfächerige Frucht ergeben, wie bei der Eiche und Linde; die Eintheilung der Früchte in monomere und polymere lässt sich daher nicht wie bei den Fruchtknoten durchführen; diese Ausdrücke würden hier einen andern Sinn annehmen.

Die Wandung des Fruchtknotens wird später zur Fruchtwand: Pericarpium; wird dieses hinreichend dick, so lässt es meist zwei bis drei Schichten von verschieden ausgebildetem Gewebe erkennen; die äussere (oft nur die Epidermis) heisst dann das Epicarp, die innere Endocarp; liegt zwischen beiden noch eine dritte, so wird diese als Mesocarp, und im Falle sie fleischig (pulpös) ist, als Sarcocarp bezeichnet.

Je nachdem das Pericarp im reifen Zustand fleischige, saftige Schichten besitzt oder nicht, je nachdem die reife Frucht sich öffnet, um die von den Placenten sich ablösenden Samen zu entlassen, oder nicht, kann man, an die hergebrachte Nomenclatur anknüpfend, zwei Hauptformen mit je zwei Unterformen von ächten Früchten unterscheiden, nämlich:

A. Trockene Früchte: das Pericarp ist holzig oder lederartig zäh, der Zellsaft verschwindet aus allen Zellen desselben.

1) Trockene Schliessfrüchte: das Pericarp springt nicht auf, es umhüllt den Samen bis zur Keimung, die Samenschale ist dünn und hautartig, wenig ausgebildet.

a) Einsamige trockene Schliessfrüchte:

Die Nuss: das trockene Pericarp ist dick und hart, es besteht aus verholztem sklerenchymatischem Gewebe; z. B. die Haselnuss.

Caryopse oder Achaene: das trockene Pericarp ist dünn, lederartig zäh, dem Samen dicht anliegend, von der Samenschale trennbar oder nicht: Frucht der Gräser, Compositen, ächte Castanie.

b) Zwei- oder mehrfächerige trockene Schliessfrüchte: sie zerfallen meist in Mericarpien, deren jedes einer Nuss oder einem Achaenium gleicht (Umbelliferen, Geraniaceen; bei Acer ist das Mericarpium geflügelt und wird Samara genannt).

2) Trockene Springfrüchte, Kapseln: das Pericarp zerreist oder zerspringt bei vollständiger Reife und entlässt die Samen, die hier selbst mit einer kräftiger

ausgebildeten, meist harten oder zähen Schale bekleidet sind; gewöhnlich mehrsamige Früchte.

a) Kapseln mit longitudinaler Dehiscenz.

Die Balgfrucht (folliculus) besteht aus einem Carpell, welches längs der verwachsenen, Samen tragenden Ränder (Sutur, Nath) aufspringt, wie bei Paeonia, Illicium anisatum; bei Asclepias löst sich auch die dicke Placenta ab.

Die Hülse (legumen) besteht ebenfalls aus einem Carpell, das aber nicht nur an der Sutur, sondern auch längs seiner Rückenlinie aufspringt und somit in zwei Längshälften spaltet (Phaseolus, Pisum).

Die Schote (siliqua) besteht aus zwei Carpellen, die mit einer Längsscheidewand eine zweifächerige Frucht bilden; die beiden Längshälften des Pericarps lösen sich von der stehen bleibenden Scheidewand ab (Brassica, Matthiola, Thlaspi und andere Cruciferen).

Die Kapsel (capsula) im engeren Sinne entsteht aus einem einfächerigen polymeren oder einem mehrfächerigen Fruchtknoten und zerspaltet der Länge nach in zwei oder mehr Klappen (valvae), die entweder vom Scheitel her nur zum Theil nach abwärts sich trennen (wie bei Cerastium) oder bis zur Basis aus einander weichen. Erfolgen die Längsrisse so, dass die Scheidewände selbst gespalten werden, so ist es eine Kapsel mit septicider Dehiscenz (Colchicum); erfolgt die Spaltung dagegen in der Mitte zwischen je zwei Scheidewänden, so ist dies loculicide Dehiscenz (Tulipa, Hibiscus); in diesem Fall kann je eine ganze Scheidewand an der Mitte einer Klappe sitzen; bleibt dagegen ein Theil jeder Scheidewand oder bleiben die ganzen Scheidewände an einer mittelständigen (im letzten Fall geflügelten) Säule vereinigt, von der sich die Klappen ablösen, so nennt man den Vorgang die septifrage Dehiscenz (Rhododendron). — Ist die Kapsel aus einem einfächerigen polymeren Fruchtknoten entstanden, so kann die Trennung der Klappen in den Suturen erfolgen (entsprechend der septiciden Dehiscenz), wie bei Gentiana, oder in der Mitte zwischen diesen (der loculiciden Dehiscenz entsprechend), wie bei Viola.

b) Kapseln mit transversaler Dehiscenz.

Die Capsula circumscissa oder das Pyxidium öffnet sich durch Abtrennung eines oberen Theils des Pericarps, der wie ein Deckel abfällt, während der untere wie eine Urne auf dem Blüthenstiel stehen bleibt (Plantago, Hyoscyamus, Anagallis).

c) Als Porenkapseln kann man solche Kapseln bezeichnen, bei denen durch Ablösung kleiner Lappen an bestimmten Stellen des Pericarps Oeffnungen von geringem Umfang entstehen, aus denen die kleinen Samen durch den Wind herausgeschüttelt werden; so bei Papaver, Antirrhinum.

B. Saftige Früchte. Das Gewebe des Pericarps oder gewisse Schichten desselben bleiben bis zur Reifezeit saftig oder nehmen eine pulpöse, mussartige Beschaffenheit an.

3) Saftige Schliessfrüchte: das saftige Pericarp springt nicht auf, die Samen werden nicht entlassen.

Die Pflaume (Steinfrucht, drupa): innerhalb eines dünnen Epicarps liegt ein meist dickes Mesocarp von pulpöser Beschaffenheit; das Endocarp bildet eine harte dicke Schicht (den Stein) welche gewöhnlich nur einen weichschaligen Samen umschliesst (Pflaume, Kirsche, Pfirsich).

Die Beere (bacca): innerhalb eines mehr oder minder zähen oder harten Epicarps entwickelt sich das übrige Gewebe des Pericarps als saftige Pulpa, in welche die Samen, von fester oder selbst harter Schale umgeben, eingebettet liegen; die Beere unterscheidet sich von der Steinfrucht allgemein durch den Mangel eines harten Endocarps und ist gewöhnlich mehrsamig (Ribes, Kürbis, Granatapfel, Kartoffelbeere), zuweilen einsamig (Dattel). —

Mit der Beere verwandt ist die Frucht der Citrusarten (das sog. hesperidium), deren Pericarp aus einer zähen festen Aussenschicht und einer markartigen Innenschicht besteht; aus der innersten Gewebeschicht der Wandung des mehrfächerigen Fruchtknotens entwickeln sich schon frühzeitig mehrzellige Protuberanzen, welche nach und nach als isolirte, aber dicht zusammengedrängte saftige Gewebelappen den Hohlraum der Fruchtfächer erfüllen und hier die Pulpa darstellen.

4) Saftige Springfrüchte: das zwar saftige aber nicht pulpöse Pericarp springt auf und entlässt die Samen, deren Schale meist kräftig ausgebildet ist.

Als saftige Kapseln könnte man solche Früchte bezeichnen, deren saftiges Pericarp sich klappig öffnet und die Samen entlässt, wie bei Aesculus, Balsamina.

Der Steinfrucht entspricht dagegen die Frucht von Juglans, deren äussere saftige Schicht abspringt, während ein steinhartes Endocarp den dünnschaligen Samen umgiebt. Mehr einer Beere ähnlich ist die Frucht von Nuphar, sie unterscheidet sich aber durch das Aufspringen der äusseren derberen Schicht des Pericarps, wodurch bei Nuphar advena eine innere Auskleidung jedes Fruchtfaches frei wird, welche die Samen zunächst noch als ein auf dem Wasser herumschwimmender Sack enthält.

Die hier gegebene Aufzählung enthält übrigens nur die gewöhnlicheren Fruchtformen; viele andere passen nicht genau in eine der aufgestellten Kategorien und führen auch keine besonderen Namen.

6) Der reife Same hängt bezüglich seiner äusseren Beschaffenheit von der Ausbildung des Pericarps ab; die Samenschale wird im Allgemeinen um so dicker, härter und fester, je weicher die Fruchtwand ist, besonders aber dann, wenn diese aufspringt und die Samen ausgestreut werden; ist die Fruchtwand dagegen zähe, holzig, umschliesst sie den Samen bis zur Keimung (Caryopsen, Nüsse, Steinfrüchte, Mericarpien), so bleibt die Samenschale dünn und weich, ebenso wenn ein reichlich entwickeltes Endosperm sehr hart wird und den kleinen Embryo umschliesst (Dattel, Phytelephas u. a.). — Die Schale ausfallender Samen ist gewöhnlich mit einer deutlich differenzirten Epidermis bekleidet, von deren Configuration es abhängt, ob der Same glatt erscheint (Bohne, Erbse), oder verschiedene Sculpturen: Grübchen, Warzen, Leisten u. dgl. erkennen lässt (Datura, Hyoscyamus, Papaver, Nigella); nicht selten wachsen die Epidermiszellen zu Haaren aus, die Baumwolle besteht z. B. aus den langen Wollhaaren, welche die Samen von Gossypium bekleiden; in manchen Fällen entwickelt sich nur ein pinselförmiger Büschel langer Haare, wie bei Asclepias syriaca. Die Epidermiszellen mancher Samen (Plantago psyllium, arenaria, Cynops, Linum usitatissimum, Cydonia vulgaris) enthalten verschleimte Zellhautschichten, welche, mit Wasser stark aufquellend, heraustreten und den befeuchteten Samen in eine Schleimschicht einhüllen. Pericarpien, die sich nicht öffnen und kleine Samen umschliessen, nehmen nicht selten die Beschaffenheit an, die sonst der Schale ausfallender Samen zukommt, es ist dies besonders bei Achaenen und Caryopsen der Fall, die daher vom populären Sprachgebrauch auch als Samen bezeichnet werden: die Haarkronen, welche bei manchen ausfallenden Samen als Flugapparate für die Aussaat dienen, entwickeln sich bei manchen Caryopsen als Anhängsel des Pericarps (Pappus der Compositen), der eigentlich den oberständigen Kelch vertritt; die demselben Zweck entsprechenden Flügel, in welche die Schale mancher ausfallender Samen auswächst (sehr schön z. B. bei den Bignonien), kehren bei nicht ausfallenden am Pericarp wieder, wie bei Acer; die schleimbildende Epidermis der oben genannten ausfallenden Samen kehrt an der Epidermis der Mericarpien von Salvia und anderen Labiaten wieder u. s. w. Diese und zahlreiche andere Verhältnisse beweisen, dass es bei der Ausbildung der Pericarpien sowohl wie der Samenschalen wesentlich nur darauf ankommt, Mittel zu schaffen, durch welche die Aussaat der Samen in mannigfaltigster Weise bewerkstelligt werden kann, wobei morphologisch ganz verschiedene Gebilde

die gleiche, morphologisch gleichartige die verschiedenste physiologische Ausbildung gewinnen. Eine ausführlichere Aufzählung ist daher auch mehr Gegenstand der Physiologie und Biologie, als der Morphologie und Systematik (vergl. im III. Buch § 36).

Zur Ergänzung der Nomenclatur ist schliesslich noch zu bemerken, dass man die am ausgefallenen Samen meist leicht kenntliche Stelle, wo er sich vom Funiculus abgelost hat, als Nabel (hilus, umbilicus) bezeichnet. Häufig ist auch die Mikropyle noch kenntlich, sie liegt bei anatropen und campylotropen Samen dicht neben dem Hilus (Corydalis, Faba, Phaseolus), gewöhnlich als eine in der Mitte vertiefte Warze. Finden sich am Samen Auswüchse, wie bei Chelidonium majus, Asarum, Viola u. a. längs der Raphe, oder als Wulst die Mykropyle bedeckend, wie bei den Euphorbien, so werden diese crista, strophiola, caruncula genannt. Der Arillus, der als fleischiger saftiger Mantel die Basis des reifen Samens oder diesen ganz umhüllt und von der festen eigentlichen Samenschale sich leicht abhebt, wurde schon oben mehrfach erwähnt.

---

Klasse XI.

## Die Monocotyledonen.

1) Der Same enthält gewöhnlich ein stark entwickeltes Endosperm und einen verhältnissmässig kleinen Embryo, was besonders bei den grossen Samen (Cocos, Phoenix, Phytelephas, Crinum u. a.) auffallend hervortritt; bei den Najadeen, Juncagineen, Alismaceen, Orchideen fehlt das Endosperm schon der Anlage nach, und bei den Scitamineen, wo es ebenfalls fehlt, ist es durch reichliches Perisperm ersetzt.

2) Der Embryo ist meist grade cylindrisch, zapfenförmig, zuweilen beträchtlich verlängert und dann auch spiralig gekrümmt (Potamogeton, Zanichellia); nicht selten ist er conisch oder umgekehrt conisch, durch beträchtliche Verdikkung des Cotyledons am oberen Ende. Die Axe des Embryo ist gewöhnlich sehr kurz und im Verhältniss zum Cotyledonarblatt klein, bei den Helobien bildet dagegen der Axenkörper die Hauptmasse (embryo macropus). Am Hinterende der Axe sitzt die Anlage der Hauptwurzel, neben welcher bei den Gräsern noch zwei oder mehr seitliche Wurzeln angelegt sind, welche gleich der mittleren von einem Beutel umschlossen werden (Fig. 124); der Embryo der Gräser ist ausserdem durch das Scutellum ausgezeichnet, einen Auswuchs der Axe unterhalb des Cotyledonarblatts, welches den ganzen Keim mantelartig umhüllt und auf der Rückseite, wo es dem Endosperm anliegt, eine schildförmige dicke Platte bildet. Bei den Orchideen, Apostasieen und Burmanniaceen ist der Embryo im reifen Samen noch ungegliedert, ein rundlicher Gewebekörper, an welchem erst bei der Keimung die Knospe sich bildet.

3) Die Keimung[1]) beginnt entweder sofort mit Verlängerung der Wurzeln, durch deren Austritt bei den Gräsern der sie umschliessende Beutel zerrissen wird und als Wurzelscheide (coleorrhiza) mit der Keimaxe in Verbindung bleibt (Fig. 123) oder, was der gewöhnlichere Fall ist, die untere Partie des Cotyledonarblattes streckt sich und schiebt das Wurzelende sammt der von der Cotyledonarscheide umhüllten Keimknospe aus dem Samen hinaus (Fig. 419), während

1) Vergl. Sachs, Bot. Zeitg. 1862 u. 1863.

seine obere Partie als Saugorgan im Endosperm stecken bleibt, bis dieses aufgesogen ist; bei den Gräsern tritt jedoch die ganze Knospe aus dem Samen, in welchem nur das Scutellum zurückbleibt, um die Endospermstoffe dem Keim zuzuführen.

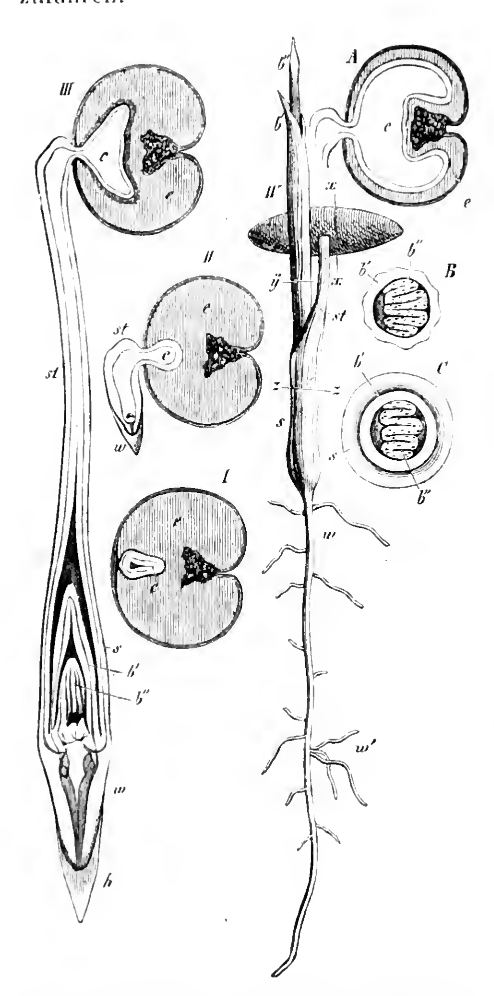



Fig. 419. Keimung von Phoenix dactylifera: *I* Querschnitt des ruhenden Samens; *II*, *III*, *IV* Keimungszustände, *IV* in natürlicher Grosse, *A* Querschnitt des Samens von *IV* bei *xx*, *B* Querschnitt von *IV* bei *yy*, *C* ebenso bei *zz*. *e* das hornige Endosperm; *s* Scheide des Cotyledonarblattes, *st* dessen Stiel, *c* Gipfeltheil desselben als Saugorgan entwickelt, welches nach und nach das Endosperm aufsangt und dessen Raum endlich einnimmt; *w* die Hauptwurzel, *w'* Nebenwurzeln; *b'*, *b''* die auf das Cotyledonarblatt folgenden Blätter, *b''* wird erstes Laubblatt, bei *B* und *C* dessen gefaltete Lamina im Querschnitt.

Die Hauptwurzel der Monocotylen, auch wenn sie sich während der Keimung kräftig entwickelt, wie bei den Palmen, Liliaceen, Zea u. a. hört bald zu wachsen auf; dafür treten Seitenwurzeln auf, welche aus der Axe entspringen und um so stärker sind, je höher sie in dieser sich bilden. Ein aus der Hauptwurzel sich entwickelndes dauerndes Wurzelsystem, wie es die Gymnospermen und viele Dicotylen haben, fehlt den Monocotylen; zuweilen kommt es überhaupt zu keiner Wurzelbildung, so z. B. bei manchen chlorophyllfreien Humusbewohnern unter den Orchideen (Epipogum, Corallorrhiza), die beständig wurzellos bleiben.

Die Knospe des Embryo wird von einem einzigen, ersten, scheidenförmigen Blattgebilde, dem Cotyledon, meist vollständig umschlossen, welches sich entweder zu einem scheidenförmigen Niederblatt oder sofort zum ersten grünen Laubblatt der jungen Pflanze (Allium) entwickelt. Gewöhnlich ist innerhalb des Cotyledons noch ein zweites, zuweilen (Gräser) noch ein drittes und viertes Blatt vorhanden, die bei der Keimung aus der Cotyledonarscheide sich hervorschieben, indem sie an ihrer Basis intercalar fortwachsen; diese und die neu hinzu kommenden Blätter werden um so grösser, je später sie an der erstarkenden Axe auftreten. Diese bleibt während der Keimung meist sehr kurz, ohne deutlich erkennbare Internodien zu bilden (Allium, Palmen u. a.), oder sie streckt sich stärker und gliedert sich in deutliche Internodien (Zea und andere Gräser).

4) Die Erstarkung der Pflanze kann unter kräftigem Wachsthum der Keimaxe selbst fortschreiten, so dass diese schliesslich den Hauptstamm der

erwachsenen und geschlechtreifen Pflanze darstellt: so z. B. bei den meisten Palmen, Aloineen, Zea u. s. w.; bleibt diese erstarkende Keimaxe sehr kurz, so kann sie beträchtlich in die Dicke wachsen und einen Knollen (Fig 420), oder wenn die Blattbasen sich verdicken (Allium Cepa), einen Zwiebelkuchen bilden. Wenn die Keimaxe selbst zum Hauptstamm erstarkt, mag sie aufrecht oder als Rhizom kriechend sich ausbilden, so nimmt sie zunächst die Form eines umgekehrten

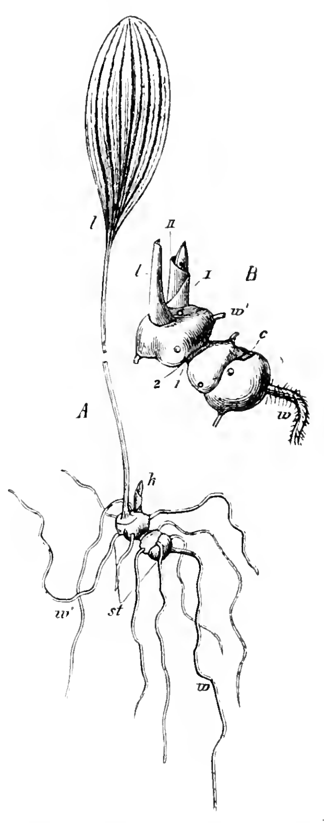



Fig. 420. Keimpflanze von Polygonatum multiflorum im 2. Jahr; *B* der Stamm derselben vergrössert. — *w* die Hauptwurzel, unverzweigt; *w'* aus dem Stamm *st* entspringende Seitenwurzeln; *l* das Laubblatt des 2. Jahres, *k* die Knospe; *c* die Insertionsnarbe des Cotyledonarblattes, 1 und 2 die Insertionen der beiden ersten Scheidenblätter, welche dem Laubblatt *l* vorausgehen; *I*, *II* die darauf folgenden Scheidenblätter (Niederblätter) der Knospe bei *B* (vergl. Fig. 143).

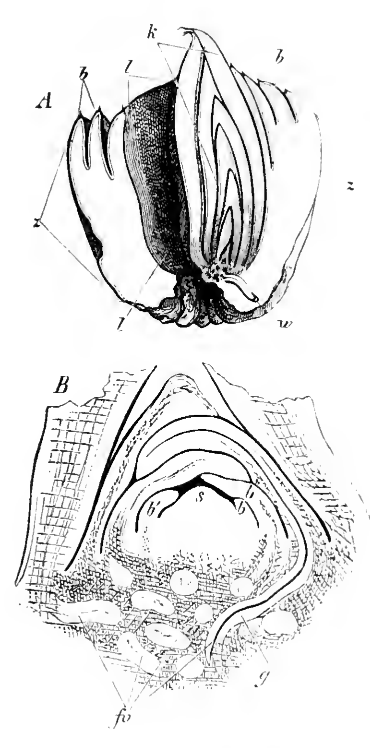



Fig. 421. Zwiebeln von Fritillaria imperialis im November; *A* Längsschnitt der ganzen Zwiebel verkleinert; *zz* die verwachsenen unteren Partien der Zwiebelschalen, *b b* deren freie obere Theile, dieselben umschliessen einen Hohlraum *l*, der den abgefaulten Blüthenstengel enthielt; in der Axel des innersten Zwiebelblattes ist die Ersatzknospe *k* fürs nächste Jahr entstanden: ihre ersten Blätter werden die neue Zwiebel bilden, während sich ihr Stamm als Blüthenstengel entwickelt; aus der Axe dieser Knospe entspringt die Wurzel *w*. — *B* Längsschnitt der Scheitelregion der Ersatzknospe, *s* Stammscheitel, *b*, *b'*, *b''* jüngste Blätter.

Kegels an, der je nach der Länge der Internodien gestreckt oder niedrig ist: es beruht diese Eigenschaft, welche die Monocotylen mit den Farnen gemein haben, auf dem Mangel des nachträglichen Dickenwachsthums; die zuerst gebildeten Stammglieder behalten ihren Umfang, während jedes folgende umfangreicher wird; die Stammquerschnitte sind also um so dicker, je näher sie dem Scheitel liegen; so lange dies fortgeht, ist der Stamm in der Erstarkung begriffen: eher oder später kommt aber eine Zeit, wo jedes Stammglied dieselbe Dicke annimmt

wie die vorigen, dann wächst der Stamm cylindrisch, oder wenn er breit gedrückt ist wie manche Rhizome), doch in gleichmässiger Stärke fort; ähnlich verhalten sich auch die Seitensprosse, wenn sie tief unten am Hauptstamm entspringen (Aloë u. a.). — Nicht selten aber geht der aus dem Keim entstandene primäre Spross bald zu Grunde, nachdem er Seitensprosse erzeugt hat, die sich kräftiger als er entwickeln, um dann auch ihrerseits die weitere Fortbildung auf neue

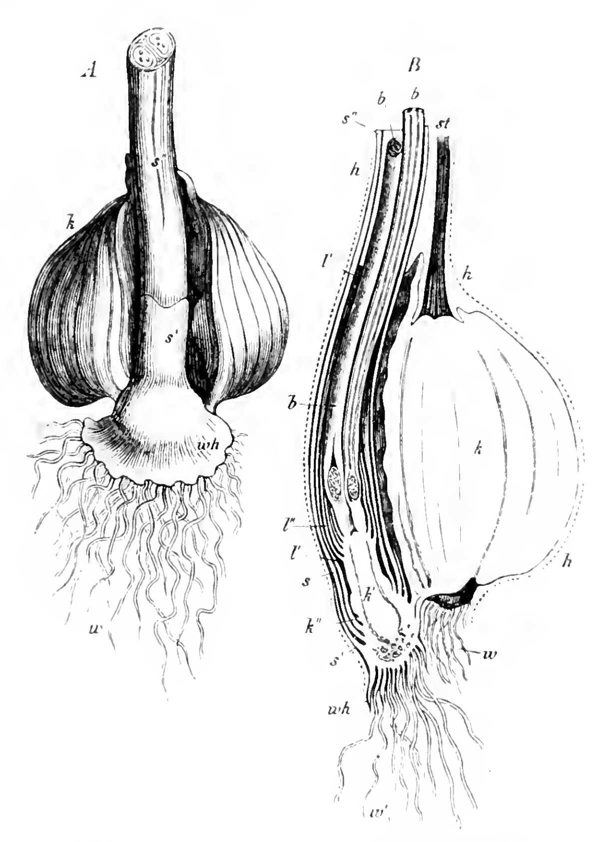



Fig. 122. Colchicum autumnale, die unterirdischen Theile einer blühenden Pflanze: *A* von vorn und aussen gesehen: *k* die Knolle, *s'* und *s''* Niederblätter, welche den Blüthenstengel umhüllen, *wh* dessen Basis, aus welcher die Wurzeln *w* hervortreten. *B* Längsschnitt des vorigen (Ebene des Schnittes senkrecht auf dem Papier); *h h* eine braune Haut, welche alle unterirdischen Theile der Pflanze umhüllt; *st* der vorjährige Blüthen- und Laubstengel, er ist abgestorben und nur seine zur Knolle *k* angeschwollene Basalportion noch als Reservestoffbehälter für die neue, jetzt eben blühende Pflanze vorhanden; die letztere ist ein Seitenspross aus der Basis der Knolle *k*, sie besteht aus der Axe, aus deren Basis die Wurzeln *w'* kommen und deren mittleres Stück *k'* im nächsten Jahr zur Knolle anschwillt, während die alte Knolle *k* schwindet; die Axe trägt die Scheidenblätter *s*, *s'*, *s''*, die Laubblätter *l'*, *l''*; in den Axeln der obersten Laubblätter stehen die Blüthen *b*, *b'*, zwischen denen die Axe selbst frei endigt. Die Laubblätter sind zur Blüthezeit noch klein, sie treten im nächsten Frühjahr sammt den Früchten über die Erde hervor, das Axenstück *k'* schwillt alsdann zur neuen Knolle auf, an welcher sich die Axelknospe *k'* zur neuen blühbaren Axe entwickelt, während die Scheide des untersten Laubblattes zu der umhüllenden braunen Haut sich umbildet.

Sprosse zu übertragen, die nun von Generation zu Generation dickere Axen, grössere Blätter, stärkere Wurzeln erzeugen, bis endlich auch hier ein statischer Zustand eintritt, wo jede folgende Sprossgeneration gleich kräftige Sprosse erzeugt. Bleiben dabei die Axenstücke der Sprosse unterhalb der Ursprungsstellen ihrer Tochtersprosse erhalten, so entstehen Sympodien, wie Fig. 143; oft geht dagegen jeder Spross, nachdem er einen Ersatzspross erzeugt hat, vollständig zu

Grunde, so z. B. bei unseren einheimischen knollenbildenden Orchideen (Fig. 158), bei der Kaiserkrone (Fig. 121) und der Herbstzeitlose (Fig. 122[1]).

5) Die normale Verzweigung der Monocotylen ist typisch monopodial und meist axillär[2]; gewöhnlich entsteht in jeder Blattaxel eine Zweigknospe, die aber oft nicht zur Entfaltung gelangt, so dass die Zahl der sichtbaren Zweige oft viel kleiner ist als die der Blätter (Agaven, Aloë, Dracaenen, Palmen, viele Gräser u. a.). Zuweilen entstehen aber in einer Blattaxel mehrere Knospen und zwar, entsprechend der breiten Blattinsertion, neben einander, wie bei vielen Zwiebeln (Fig. 130); bei Musa stehen sogar zahlreiche Blüthen neben einander in der Axel einer Bractee und bei Musa ensete sogar zwei Reihen über einander. Bei den Spadicifloren fehlen die Bracteen häufig genug[3]); die Blüthen stehen ohne Deckblatt an der Spindel der Inflorescenz, sie sind aber entschieden seitlichen Ursprungs; das Letztere gilt auch von der Verzweigung der Lemna, die überhaupt

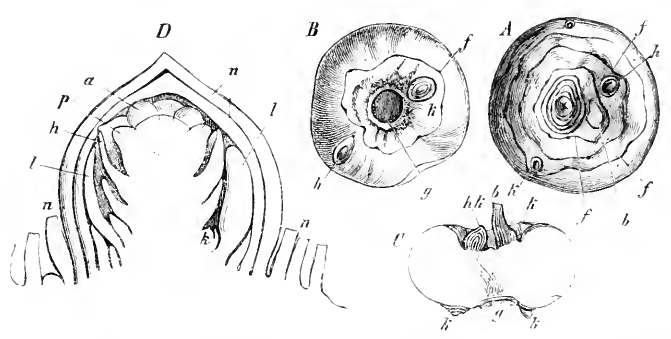



Fig. 123. Crocus vernus: *A* der knollenförmige Stamm von oben gesehen, *B* von unten, *C* von der Seite im Längsschnitt; man sieht die kreisförmig geschlossenen Insertionslinien der Niederblätter *f f f*, und die zu diesen Blättern gehörigen Axillarknoten *k k*; *b* die Basis des abgestorbenen Laub- und Blüthenstengels, neben ihm *hk* (in *C*) die Ersatzknospe, aus der eine neue Knolle und ein neuer Blüthenstengel entsteht. — *D* Längsschnitt durch diese Ersatzknospe; *n n* deren Niederblätter, *l* Laubblätter, *h* Hochblatt, *p* Perigon, *a* die Antheren der Blüthe; *k* eine Knospe in der Axel eines Laubblattes.

keine vegetativen Blätter bildet; der Vegetationskörper besteht hier aus chlorophyllreichen scheibenförmigen oder dick anschwellenden Axenstücken, die seitlich aus einander hervorsprossen und nur durch zarte Stiele zusammenhängen oder sich bald trennen; die Verzweigungsebene fällt mit der Wasseroberfläche, auf der sie schwimmen, zusammen; jeder Spross erzeugt nur einen oder nur ein Paar gegenständiger Seitensprosse, die Verzweigung ist daher entschieden cymös, sympodial oder wie bei Lemna trisulca dichasial.

Ausser der Sprossbildung durch Verzweigung der Axe kommen aber zuweilen auch Adventivsprosse auf Blättern vor, die als Brutknospen fungiren: so z. B. bei Hyacinthus Pouzolsii und manchen Orchideen an den Blatträndern (nach

1) Ausführliche Darstellungen dieser sehr mannigfaltig modificirten Wachsthumsverhältnisse findet man bei Irmisch: Knollen und Zwiebelgewächse (Berlin 1850) und: Biologie und Morphol. der Orchideen (Leipzig 1853).

2) Nach Magnus (Bot. Zeitg. 1869, p. 770) steht die Blüthe von Najas genau an Stelle des ersten Blattes am Zweig; nach p. 771 scheint es aber, als ob sie und der sie tragende Spross die Gabeln einer Dichotomie wären. — Ueber die Dichotomie in der Inflorescenz von Hydrocharis und Vallisneria, so wie über andere Abweichungen innerhalb der Inflorescenzen vergl. p. 575.

3) Vergl. das bei den Dicotylen unter 5) Gesagte.

Döll: Flora p. 348): besondere Erwähnung verdienen die grossen und sehr regelmässig auftretenden Brutknospen von Atherurus ternatus (einer Aroidee), welche an der Grenze von Blattscheide und Stiel und an der Basis der Lamina sich finden. Die kleinen Brutzwiebeln am oberirdischen Stengel von Lilium bulbiferum sind dagegen normale Axelsprosse, und wahrscheinlich gilt dasselbe von denen im Blüthenstand mancher Alliumarten. — Adventivknospen aus Wurzeln werden bei Epipactis microphylla von Hofmeister angegeben.

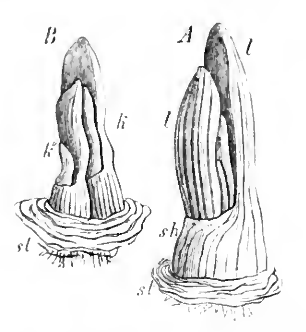



Fig. 424. Allium Cepa: Knospe im Inneren der Zwiebel, nach Wegnahme der Zwiebelschalen; *st* der breite kurze Stammtheil (Zwiebelkuchen), an dem die Zwiebelschalen inserirt sind; *A* zeigt bei *l* die Lamina, bei *sh* die noch kurze Scheide der Laubblätter: bei *B* sind die äusseren Blätter von *A* weggenommen, es kommt neben der Endknospe *k'* noch eine Axillarknospe *k''* zum Vorschein.

6) Die Blätter der Monocotylen sind selten quirlständig (Laubblätter von Elodea, Hochblätter von Alisma); sehr häufig ist dagegen die zweireihig alternirende Anordnung (Gramineen, Irideen, Phormium, Clivia, Typha u. v. a.), die entweder den ganzen Spross sammt seinen Nebensprossen beherrscht oder nur anfangs auftritt, um später in spiralige Stellungsverhältnisse überzugehen, die sehr häufig zur Bildung allseitig ausstrahlender Rosetten führen (Aloë, vergl. p. 197, Palmen, Agaven u. s. w.); viel seltener ist die $^1/_3$-Stellung, die bei manchen Aloëarten, Carex, Pandanus u. a. vorkommt; auch spiralige Anordnungen mit Divergenzen kleiner als $^1/_3$ finden sich zuweilen, so z. B. bei Musa (Musa rubra mit Laubblättern nach $^3/_7$, Bracteen nach $^1/_{11}$: Braun) und Costus (Laubblätter nach $^1/_4$ — $^1/_5$) u. a. — Die Axelsprosse der Monocotylen beginnen gewöhnlich mit einem der Mutteraxe anliegenden, ihr den Rücken zukehrenden, meist zweikieligen Vorblatt; als ein solches ist z. B. auch die obere Spelze der Grasblüthe zu betrachten, die selbst ein Axelspross der unteren Spelze ist; bei zweizeilig alternirender Blattstellung der successiven Sprossgenerationen hat dieses Verhältniss zur Folge, das ein ganzes Sprosssystem bilateral, durch eine die Blätter halbirende Ebene theilbar wird (Potamogeton, Typha u. a.).

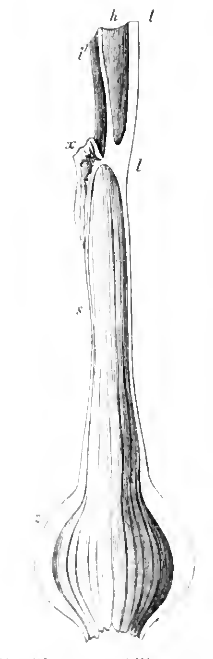



Fig. 425. Ein Blatt von Allium Cepa, der Länge nach halbirt; *z* die verdickte Basis der Scheide, die später nach dem Absterben der oberen Blatttheile als Zwiebelschale zurückbleibt; *s* der häutige Theil der Scheide, *l* die hohle Lamina; *h* Hohlung, *i* Innenseite der Lamina; *x* die Ligula.

Die Insertion der Nieder- und Laubblätter, häufig auch der Hochblätter (z. B. der so häufig vorkommenden Spatha) ist gewöhnlich ganz oder zum grossen

Theil stengelumfassend, der untere Theil des Blattes dem entsprechend scheidig, womit offenbar der Mangel der Stipulae, die bei den Dicotylen so häufig sind, zusammenhängt. Die Niederblätter und viele Hochblätter sind meist auf diesen Scheidentheil reducirt, der bei den Laubblättern meist unmittelbar in die grüne Lamina übergeht: bei den Scitamineen, Palmen, Aroideen u. a. entwickelt sich jedoch zwischen Lamina und Scheide ein verhältnissmässig dünner, langer Stiel. Wenn der Blattstiel fehlt und die Lamina von der Scheide scharf absetzt, so ist nicht selten an der Grenze beider eine Ligula vorhanden, wie bei den Gramineen und Allium Fig. 425.

Die Lamina ist gewöhnlich ganzrandig und von sehr einfachem Umriss häufig lang und schmal, bandförmig, selten rundlich scheibenförmig (Hydrocharis) oder herz- oder pfeilförmig (Sagittaria, manche Aroideen); Verzweigung der Lamina ist bei den Monocotylen eine ziemlich seltene Ausnahme, sie ist dann entweder durch breit verbundene Lappen angedeutet, oder seltener durch tiefe Theilung, wie bei manchen Aroideen (Amorphophallus Fig. 141, Atherurus, Sauromatum); die gefächerten und gefiederten Blätter der Palmen verdanken ihre Zertheilung nicht einer in früher Jugend statthabenden Auszweigung, sondern einer bei der Entfaltung eintretenden Zerreissung, welche durch Vertrocknung bestimmter Gewebestreifen innerhalb der ganzen, anfangs scharf gefalteten Lamina eingeleitet wird; auf wirklicher Verzweigung des Blattstiels scheint dagegen die Bildung der Ranken von Smilax zu beruhen.

Die Nervatur der Laubblätter weicht von der der meisten Dicotylen darin ab, dass die schwächeren Nerven auf der Unterseite des Blattes gewöhnlich nicht vortreten, sondern im Mesophyll verlaufen; kleineren Laubblättern fehlt auch ein vorspringender Mittelnerv, der aber bei den grossen gestielten der Spadicifloren und Scitamineen kräftig entwickelt und von zahlreichen Fibrovasalsträngen durchzogen ist. Ist das Blatt bandförmig und breit inserirt, so laufen die Fibrovasalstränge fast parallel neben einander hin, bei breiteren Blättern ohne deutlichen Mittelnerv beschreiben sie von der Mittellinie zu den Rändern hin Bögen (Convallaria); ist aber ein starker Mittelnerv in breiter Lamina vorhanden, wie bei Musa u. a., so geben die in ihm verlaufenden Stränge dünne Bündel seitlich ab, die in grosser Zahl parallel zum Blattrand hinüberlaufen; solche parallele querlaufende Nerven sind zuweilen durch grade kurze Anastomosen zu einem gitterartigen Netz verbunden (Alisma, Costus, Ouvirandra, bei welcher letzteren das Mesophyll in den Maschen fehlt); nur selten gehen von dem Mittelnerv vorspringende Seitennerven ab, von welchen eine feinere netzförmige Nervatur entspringt (manche Aroideen).

7) Die Blüthe der Monocotylen besteht gewöhnlich aus fünf alternirenden, gleichgliedrigen Blattquirlen, nämlich einem äusseren und einem inneren Perigon, einem äusseren und einem inneren Staubblattwirtel, und einem Carpellkreis, auf den nur in den polycarpischen Blüthen der Alismaceen und Juncagineen noch ein zweiter folgt. Die typische allgemeinste Blüthenformel ist daher $KnCnAn+nGn(+n)$. Nur bei den Hydrocharideen und einigen vereinzelten anderen Fällen wird die Zahl der Staubblattkreise vermehrt; wo sonst, wie bei Butomus, eine Steigerung der typischen Zahl der Staubblätter auftritt, da geschieht es ohne Vermehrung der Quirle, durch Verdoppelung (Dédoublement Fig. 400 *A*).

Nur in vereinzelten Fällen, die sich in den verschiedensten Familien zerstreut

finden, ist die Gliederzahl der Kreise: 2 $K2C2A2+2G2$ z. B. Majanthemum, manche Enantioblasten oder: 4, selbst 5 Paris quadrifolius zuweilen, manche Orontiaceen. Die gewöhnliche Gliederzahl der Kreise ist 3 und dem entsprechend die typische Formel $K3C3A3+3G3+3$.

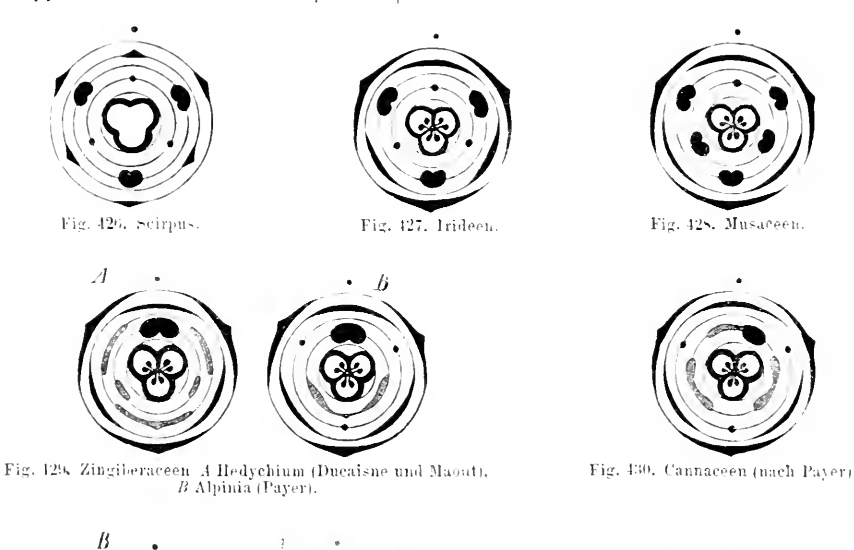


Fig. 426. Scirpus. Fig. 427. Irideen. Fig. 428. Musaceen.

Fig. 429. Zingiberaceen *A* Hedychium (Ducaisne und Maout), *B* Alpinia (Payer).

Fig. 430. Cannaceen (nach Payer).

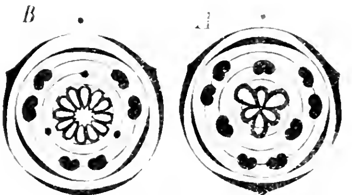


Fig. 431. Alismaceen: *A* Butomus, *B* Alisma.

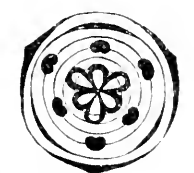


Fig. 432. Juncagineen (Triglochin).

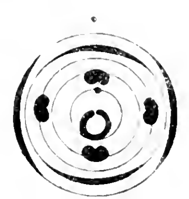


Fig. 433. Gymnostachys (eine Aroidee nach Payer).

In der grossen Abtheilung der Liliifloren, bei manchen Spadicifloren, vielen Enantioblasten, Juncagineen und Alismaceen[1] ist diese Blüthenformel unmittelbar empirisch gegeben: bei den meisten anderen fehlen einzelne Glieder oder Kreise, deren Abortus aber aus der Stellung der vorhandenen meist leicht zu erkennen ist. Bei den Scitamineen mit nur einer oder selbst nur einer halben Anthere (Fig. 429, 430) fehlen die übrigen Glieder des Androeceums nicht oder nur zum

1) Die zweigliedrige Blüthe von Potamogeton $K_2C_2A2+2G4$ (vergl. Hegelmaier, bot. Zeitg. 1770, p. 287) entspricht dem Schema nur insofern nicht ganz, als die vier Carpelle gleichzeitig auftreten und zu den vorhergehenden Paaren diagonal gestellt sind.

Theil, die vorhandenen sind in corollinische Staminodien umgewandelt. — Wie sich die Blüthe der Gramineen und Orchideen auf den pentacyclisch trimeren Typus zurückführen lässt, wurde schon oben angedeutet, die nebenstehenden theoretischen Diagramme werden dasselbe für einige der wichtigeren anderen Familien darthun.

Betrachtet man die pentacyclische Blüthe von der Formel $KnCnAn+nGn+n$ als die typische der Monocotyledonen, so zeigt sich, dass die grosse Mehrzahl der Familien, deren Zahlenverhältnisse von diesem Typus abweichen, dies nur in sofern thun, als einzelne Glieder oder ganze Kreise fehlen, ohne dass dadurch die typischen Stellungsverhältnisse der vorhandenen gestört sind: der Abortus[1] ist es daher in dieser Klasse ganz vorwiegend, durch dessen Wirkung die Mannigfaltigkeit der Blüthenformen mit bestimmt wird; dem entsprechend sind unter den Monocotylen auch die Fälle nicht selten, wo der Abortus in dem Grade um sich greift, dass schliesslich von der ganzen Blüthe Nichts übrig bleibt als ein einzelner, nackter Fruchtknoten oder ein einzelnes Staubgefäss, wie es bei den Aroideen vielfach vorkommt, bei denen eine derartige Deutung der Blüthenverhältnisse durch das Vorkommen wirklich typisch gebauter Blüthen und der verschiedensten Uebergänge (durch nur partiellen Abortus veranlasst) erleichtert und nahe gelegt wird; vorwiegend sind es die kleinen, dicht gedrängt stehenden Blüthen, bei denen eine weitgehende Reduction der typischen Gliederzahl beobachtet wird (Spadicifloren, Glumifloren u. a.), während bei den grossen, mehr vereinzelt stehenden Blüthen die Kreise meist vollzählig, selbst überzählig (Butomus, Hydrocharis) sind und Abweichungen vorwiegend darauf beruhen, dass an Stelle fertiler Staubblätter Blumenblätter (corollinische Staminodien) sich bilden (Scitamineen). Mit Rücksicht auf den so weit gehenden Abortus in kleinen Blüthen kann es unter Umständen selbt zweifelhaft werden, ob man in einer Zusammenstellung von Staubfäden und Carpellen eine einzelne Blüthe oder eine mehrblüthige durch Abortus vereinfachte Inflorescenz vor sich habe, wie z. B. bei Lemna.

Wenn die beiden Perigonkreise überhaupt entwickelt sind, so haben sie gewöhnlich gleichartige Structur; diese ist bei grossen Blüthen meist zart, corollinisch, mit mangelnder oder bunter Färbung (Liliaceen, Orchideen u. a.), bei kleinen Blüthen dagegen derb, trocken, häutig (»spelzenartig«) wie bei den Juncaceen, Eriocauloneen u. a. Zuweilen ist indessen der äussere Perigonkreis grün, kelchartig, der innere grössere zart, corollinisch, (Canna, Alisma, Tradescantia); bei den sehr kleinen und dicht gedrängten Blüthen der Glumaceen nehmen die Perigonblätter, soweit sie überhaupt vorhanden sind, die Form von Haaren (Fig. 426) oder kleiner häutiger Schüppchen an (Gräser).

Die Staubgefässe bestehen gewöhnlich aus einem fadenförmigen Filament und einer vierfächerigen Anthere; doch kommen vielfache Abänderungen zumal in der Form des Filaments und Connectivs vor. Zu den auffallendsten gehören die corollinischen Staminodien der Cannaceen und Zingiberaceen. Dass die Blattnatur der Staubgefässe bei den Najadeen (zunächst Najas) nach den Angaben von Magnus wahrscheinlich eine Ausnahme erleidet, wurde schon früher angedeutet.

Verzweigung der Staubblätter, die bei den Dicotylen so oft vorkommt, fehlt bei den Monocotylen fast immer, was dem gewöhnlichen Mangel der Verzwei-

1) Vergl. das p. 227 und in der Einleitung zu den Angiospermen über den Abortus Gesagte.

gung auch der übrigen Blattformationen entspricht: wenn das nach Payer's Angaben entworfene Diagramm der Cannablüthe (Fig. 430) richtig[1] ist, so sind die corollinischen Staminodien verzweigt.

Das Gynaeceum besteht gewöhnlich aus einem dreifächerigen Fruchtknoten; seltener ist er einfächerig trimer; in beiden Fällen kann er oberständig oder unterständig sein; Letzteres nur bei grossblüthigen Pflanzen (Hydrocharis, Irideen, Amaryllideen, Scitamineen, Gynandrae). Die Bildung dreier oder mehrer monomerer Fruchtknoten, also polycarpischer Blüthen, ist auf den Formenkreis der Juncagineen und Alismaceen beschränkt, bei denen zugleich die gewöhnliche Zahl der Glieder und Kreise des Gynaeceums überschritten wird (was an die Polycarpicae unter den Dicotylen erinnert).

Verwachsungen und Verschiebungen sind in der Blüthe der Monocotylen nicht so häufig und meist nicht so verwickelt wie bei den Dicotylen; zu den auffallendsten Erscheinungen dieser Art gehört die Bildung des Gynostemiums der Orchideen, die Verwachsung der sechs gleichartigen Perigonblätter in eine Röhre bei Hyacinthus, Convallaria, Colchicum u. a., die epipetale und episepale Stellung der Stamina bei denselben Pflanzen und manchen anderen; die letztgenannten Verhältnisse treten hier auch weit weniger constant in bestimmten Familien auf als bei den Dicotylen.

Am belaubten Hauptspross sind terminale Blüthen bei den Monocotylen sehr selten (Tulipa), dagegen sind terminale Blüthenstände häufiger.

Die Gesammtform der Blüthe gewinnt besonders mit zunehmender Grösse derselben die Neigung zum Zygomorphismus, der oft nur schwach angedeutet ist, bei den Scitamineen und Orchideen in höchster Ausbildung auftritt.

8) Die Samenkospen der Monocotylen entspringen gewöhnlich aus den Carpellrändern, selten auf der Innenfläche der Carpelle (Butomus); durch Umwandlung des Endes der Blüthenaxe selbst entsteht die einzige gerade Samenknospe bei Najas (nach Magnus) und Typha (nach Rohrbach); auf dem Boden der einfächerigen Fruchtknotenhöhle stehen eine oder mehrere Samenknospen bei manchen Aroideen und bei Lemna. — Die vorherrschende Form ist die anatrope; bei den Scitamineen, Gräsern und sonst kommen auch campylotrope Samenknospen vor; atrop (aufrecht oder hängend) sind sie bei den Enantioblasten und einzelnen Aroideen. — Fast ausnahmslos ist der Knospenkern mit zwei Hüllen umgeben (nicht bei Crinum).

9) Der Embryosack[2] bleibt bis zur Befruchtung gewöhnlich mit einer Schicht des Kerngewebes umgeben; zuweilen wird die Kernwarze zerstört und tritt der Embryosack hervor (Hemerocallis, Crocus, Gladiolus u. a.); andrerseits bleibt aber nicht selten gerade die Kernwarze als eine den Scheitel des Embryosackes bedeckende Gewebekappe erhalten (manche Aroideen und Liliaceen); bei den Orchideen zerstört der wachsende Embryosack die ihn einhüllende Gewebeschicht sammt der Kernwarze vollständig; dasselbe geschieht bei allen anderen (endospermbildenden) Monocotylen nach der Befruchtung, und zuweilen greift

1) Nach der musterhaften Blüthenbeschreibung Eichler's von Canna (bot. Zeitg. 1873, p. 177 ff.) verhält sich das Androeceum allerdings nicht genau so, wie unser Diagramm angiebt; Eichler schreibt die Formel folgendermaassen: $K_3C_3A(0)+(0.1^2.1)G3$.

2) Vergl. Hofmeister: Neue Beiträge (Abhandl. d. k. Sächs. Gesellsch. d. Wiss. VII).

dann der Embryosack sogar in das innere Integument zerstörend ein (Allium odorans, Ophrydeen).

Bei der Mehrzahl der Monocotylen erfolgt rasch nach der Befruchtung eine reichliche Entwickelung von Endospermzellen, die sich allerwärts im wandständigen Protoplasma frei und gleichzeitig bilden; liegen sie nahe beisammen, so schliessen sie bald zu einer Gewebeschicht, und während sie sich tangential theilen, entstehen neue Zellen durch freie Bildung auf der Innenseite der primären Schicht, die sich ähnlich verhalten, bis endlich der Embryosack mit radialen (durch Theilung entstandenen) Zellreihen erfüllt ist. Enge Embryosäcke werden schon durch das Wachsthum der ersten frei entstandenen Endospermzellen gefüllt; zuweilen bilden die im Wandbeleg entstandenen freien Zellen einen den Embryosack erfüllenden losen Brei, der sich erst nachträglich zum Gewebe schliesst (Leucojum, Gagea); der enge Embryosack von Pistia wird mit einer Reihe breiter scheibenförmiger Zellen erfüllt, die wie Querfächer in ihm liegen und vielleicht durch Theilung des Sackes selbst entstehen. — Die Erfüllung nur eines Theils des Embryosackes mit Endosperm, das Leerbleiben des anderen kommt bei den Aroideen vor.

Nach Erfüllung des Sackes wächst das Endosperm noch fort, während der Same, den es erfüllt, an Umfang zunimmt; es wurde schon erwähnt, wie beträchtlich dies Wachsthum bei Crinum ist.

Bei allen Endosperm bildenden Monocotylen schliesst sich dieses zu einem continuirlichen, den Embryo umhüllenden Gewebe, bevor dessen Wachsthum beendigt ist; indem er sich vergrössert, wird daher ein Theil des ihn umgebenden Endosperms wieder verdrängt; auf solcher Verdrängung beruht die seitliche Lage des Embryo der Gräser neben dem Endosperm und der Mangel des letzteren bei manchen Aroideen; bei den anderen endospermfreien Monocotylen aber, den Najadeen, Potamogetoneen, Juncagineen, Alismaceen, Cannaceen, Orchideen, unterbleibt die Endospermbildung ganz, oder es treten nur vorübergehende Vorbereitungen dazu auf.

Ueber die erste Anlage des Embryo ist das in der Einleitung zu den Angiospermen Gesagte zu vergleichen; die Hervorbildung der Knospe, des Scutellums (bei den Gräsern), der Wurzel aus dem ursprünglichen kleinzelligen Gewebekörper des Embryo ist noch vielfach zweifelhaft.

---

a) Bezüglich der Gewebebildung[1]) unterscheiden sich die Monocotylen von den Dicotylen und Gymnospermen vorwiegend durch den Verlauf der Fibrovalstränge im Stamm und durch den Mangel einer ächten Cambiumschicht. Die gemeinsamen Stränge, aus den breit inserirten Blättern zahlreich neben einander in den Stamm eintretend, dringen schief abwärts tief in diesen ein, um wieder auswärts biegend und absteigend sich weiter unten der Stammoberfläche zu nähern; an der tief im Stammgewebe liegenden Biegung ist der gemeinsame Strang meist am dicksten und am vollständigsten ausgebildet; während der ins Blatt aufbiegende Schenkel nach oben, der Blattspurstrang oder absteigende Schenkel nach unten sich verdünnt und vereinfacht; ein Querschnitt des Stammes, der die verschie-

1) Mohl: Bau des Palmenstammes in Vermischte Schriften, p. 129. — Nägeli: Beiträge z. wiss. Bot. Heft I. — Millardet: mém. de la société imp. des sc. nat. de Cherbourg. T. XI, 1865.

denen Blattspuren in verschiedenen Höhen ihres Verlaufs trifft, zeigt daher Bündel von verschiedenem Bau und Umfang; ein radialer Längsschnitt durch die Knospe oder durch ausgebildete Stämme mit kurzen Internodien (Palmen, dicke Rhizome, Zwiebelkuchen u. s. w.) zeigt, wie die aus verschiedenen Blättern absteigenden Stränge, deren Biegungen in verschiedenen Höhen liegen, sich in radialer Richtung kreuzen, indem die einen dort nach innen biegen, wo die anderen bereits sich auswärts wenden. In langgestreckten Internodien, z. B. denen der Grashalme, manchen Palmen (Calamus), den langen Schäften von Allium u. s. w. verlaufen die Stränge nahezu parallel unter sich und mit der Oberfläche; die in dem Knospenende auch solcher Stämme leicht kenntlichen Bugstellen und Kreuzungen der Stränge sind dann in den nicht gestreckten Querplatten zwischen je zwei Internodien (in den Knoten) vorhanden, wo nicht selten ein Netzwerk horizontaler Stränge zwischen ihnen liegt (sehr deutlich bei Zea Mais).

Durch den angedeuteten Verlauf der Stränge ist die Scheidung des Grundgewebes des Stammes in Mark und Rinde, in dem Sinne wie bei Coniferen und Dicotylen, ausgeschlossen: das parenchymatische Grundgewebe erfüllt die Zwischenräume der meist zahlreichen Stränge gleichmässig; doch tritt nicht selten eine Scheidung desselben in eine aussere, peripherische Schicht und eine innere Masse ein, indem sich zwischen beiden eine Gewebeschicht bildet, deren Zellen eigenthümlich verdickt und verholzt sind (so z. B. in den meisten dickeren Rhizomen, im hohlen Schaft von Allium u. s. w.).

Vermöge ihres nicht parallelen Verlaufs und ihrer zerstreuten Vertheilung auf dem Querschnitt sind die Blattspurstränge im Stamm der Monocotylen ungeeignet, durch Cambiumüberbrückungen (Interfascicularcambium) zu einem geschlossenen Mantel zu verschmelzen, wie bei den anderen Phanerogamen, dem entsprechend fehlt ihnen auch die fortbildungsfähige Cambiumschicht zwischen Phloëm und Xylem; es sind geschlossene Stränge; mit Beendigung des Längenwachsthums eines Stammtheils verwandelt sich das ganze Gewebe der Stränge in Dauergewebe (vergl. z. B. Fig. 92), ein nachträgliches Dickenwachsthum findet daher gewöhnlich nicht statt; jeder einmal gebildete Stammtheil behält seinen Umfang, den er bereits innerhalb der Knospe, nahe am Stammscheitel, gewonnen hatte. Bei den Dracaenen, Aloëen, Yucca (Liliaceen) beginnt jedoch weit entfernt von dem Knospenende des Stammes später ein erneutes Dickenwachsthum, welches selbst Jahrhunderte fortdauern kann und beträchtliche, wenn auch langsame Umfangszunahme bewirkt; dieses nachträgliche Dickenwachsthum findet aber in ganz anderer Weise statt, als bei den Gymnospermen und Dicotylen; eine der Stammoberfläche parallele Schicht des Grundgewebes nämlich verwandelt sich in Theilungsgewebe, welches beständig neue geschlossene Fibrovasalstränge und zwischen diesen parenchymatisches Dauergewebe erzeugt (Fig. 404); es wird so ein mehr oder minder deutlich geschichtetes Netzwerk dünner anastomosirender Stränge gebildet, deren Lagerung und Zusammenhang an verwitterten Stämmen, wo das die Zwischenräume erfüllende Parenchym verwest ist, leicht zu erkennen ist. Dieses Netzwerk von dicht gelagerten, geschlossenen Fibrovasalsträngen bildet nun eine Art secundären Holzes, das als Hohlcylinder den Raum umgiebt, in welchem die ursprünglichen Stränge des Stammes, die Blattspuren, vereinzelt und locker als lange Fäden verlaufen. Dem secundären Holzkörper der Coniferen und Dicotylen gleicht diese Verdickungsmasse der genannten baumförmigen Monocotylen darin, dass sie ganz dem Stamme angehört, in keiner genetischen Verbindung mit den Blättern steht, im Gegensatz zu den ursprünglichen gemeinsamen Strängen. — Eine Ausnahme von dem gewöhnlichen Bau der Monocotylen machen die submersen Wasserpflanzen (Hydrilleen, Potamogeton), bei denen nach Sanio[1]) ein stammeigener axiler Strang im Stamm sich continuirlich verlängert, während die blatteigenen Stränge erst nachträglich sich mit ihm verbinden, ein Verhalten, das sich auch bei einigen dicotylen Wasserpflanzen wiederfindet und an die entsprechenden Vorgänge bei den Selaginellen erinnert.

1) Sanio: Bot. Zeitg. 1864, p. 223 und 1865, p. 184.

b) Die systematische Aufzählung der Unterabtheilungen folgt hier nach dem System von A. Braun (in Flora der Provinz Brandenburg von Ascherson. Berlin 1864), mit der Abänderung jedoch, dass die dort aufgeführte Ordnung Helobiae in eine Reihe von Ordnungen aufgelöst, die folgenden Ordnungen in Reihen zusammengefasst wurden. Die kurzen Ordnungsdiagnosen sollen nur auf einige der systematisch wichtigeren Merkmale hinweisen, wobei die eingeklammerten Zahlen die Bezifferung derjenigen Familien bedeuten, denen innerhalb der Ordnung die genannten Merkmale fehlen oder zukommen. — Eine Charakteristik der einzelnen Familien der Monocotylen wäre in dem hier zu Gebote stehenden Raume wohl noch thunlich, da dasselbe Verfahren jedoch für die Classe der Dicotylen den Raum dieses Lehrbuchs weit überschreiten müsste, so mag der Gleichförmigkeit wegen auch hier die blosse Nennung der Familien genügen.

### Reihe I. Helobiae.

Wasserpflanzen mit spärlichem oder ohne Endosperm, mit stark entwickelter hypocotyler Axe am Embryo (embryo macropus) und meist vom Typus der Monocotylen abweichenden Zahlenverhältnissen der Blüthe.

Ordnung 1. Centrospermen[1]) (benannt nach der centralen Stellung der Samen bei 1) und bei Najas). Blüthen unvollständig, sehr einfach, meist ohne Perigon: bei 1) eine Zusammenstellung von zwei Staubfäden mit einem einfächerigen Fruchtknoten (der eine bis sechs bodenständige Samenknospen enthält), umgeben von einer Scheide (Perigon oder Spatha): Same mit wenig Endosperm; bei 2) einfächerige, gewöhnlich einsamige Fruchtknoten. — Die Lemnaceen haben schwimmende, blattlose, verzweigte, kleine Vegetationskörper meist mit ächten hinabhängenden Wurzeln; die Najadeen sind dünnstengelige, verzweigte, langblätterige submerse Pflanzen; diese Familie ist systematisch nicht definirbar und sollte in mehrere gespalten werden.

Familien: 1) Lemnaceen,
2) Najadeen.

Ordnung 2. Polycarpische. Blüthen pentacyclisch oder hexacyclisch (2, 3); Kreise bei 1) zweigliedrig decussirt, mit vier diagonal gestellten, monomeren Fruchtknoten, bei 1); dreigliedrig, im Androeceum und Gynaeceum auch mehrgliedrig (vergl. p. 589); Gynaeceum aus drei oder mehr monomeren Fruchtknoten bestehend; diese einsamig oder mehrsamig; ohne Endosperm. — Ausdauernde schwimmende Wasser- oder aufrechte Sumpfpflanzen, mit grossen, gitternervigen oder langen schmalen (2) Blättern.

Familien: 1) Potamogetoneen,
2) Juncagineen,
3) Alismaceen.

Ordnung 3. Hydrocharideen. Blüthen dioecisch oder polygamisch, mit dreigliedrigen Kreisen, zwei Perigonkreise: Kelch und Corolle; männliche Blüthe: ein bis vier fruchtbare Staubblattkreise, und innerhalb derselben mehrere Kreise von Staminodien; weibliche Blüthe mit unterständigem, dreitheiligem oder sechsfächerigem (3) Fruchtknoten, vielsamig; ohne Endosperm. — Ausdauernde, submerse oder schwimmende Wasserpflanzen mit spiralständigen oder verticillirten (1) Blättern.

Familie. Hydrocharideen mit den Abtheilungen:
1) Hydrilleen,
2) Vallisnerieen,
3) Stratioteen.

### Reihe II. Micranthae.

Land- oder Sumpfpflanzen; die einzelnen Blüthen gewöhnlich sehr unscheinbar und klein, aber in reichblüthige Inflorescenzen zusammengestellt; fast immer auf den pentacyclisch trimeren oder binären Typus zurückführbar.

---

1) Diese ganze Ordnung ist wahrscheinlich unhaltbar, die Lemnaceen dürften sich den Aroideen anschliessen.

Ordnung 4. Spadicifloren. Blüthenstand ein Spadix oder eine Rispe mit dicken Zweigen (4), gewöhnlich von einer grossen, zuweilen corollinischen (1), Spatha umhüllt; die Bracteen sind klein oder fehlen ganz; das Perigon ist niemals corollinisch, meist unscheinbar oder ganz verkümmert (1—3); Geschlechter meist diclinisch, durch Abortus; die immer oberständige Frucht oft sehr gross (2, 4), Same meist gross oder sehr gross und endospermreich; Keim klein, gerade. — In der Mehrzahl robuste, grosse Pflanzen, mit kräftiger, meist oberirdischer Stammbildung, grossen zahlreichen Laubblättern, die bei 1), 3), 4) breite, verzweigte oder scheinbar gefiederte oder facherförmige Lamina, Stiel und Scheide besitzen, bei 2) ungestielt sehr lang und schmal sind.

Familien: 1) Aroideen,
2) Pandaneen,
3) Cyclantheen,
4) Palmen.

Ordnung 5. Glumaceen. Inflorescenz ährig oder rispig ohne Spatha; Blüthen sehr klein und unscheinbar, meist zwischen dicht gestellten trockenen Hochblättern (Glumen, Spelzen) versteckt (2, 3); das Perigon fehlt oder ist durch haarartige Bildungen oder Schüppchen ersetzt; eine oberständige, kleine, einsamige, trockene Schliessfrucht; Embryo bei 1) in der Axe des Endosperms und lang, bei 2) neben diesem und sehr klein, bei 3) ebenfalls neben dem Endosperm, sehr ausgebildet und mit Scutellum. — Dauernde, unterirdische, gestreckte Rhizome, aufrechte oberirdische Sprosse mit langen dünnen Internodien und langen schmalen, zweireihigen oder dreireihigen (2) Laubblättern (Fam. 1 vielleicht besser in die 4. Ordnung).

Familien: 1) Typhaceen,
2) Cyperaceen,
3) Gramineen.

Ordnung 6. Enantioblasten. Blüthen in gedrängten (bei 4) cymösen Inflorescenzen, unscheinbar (1, 2) oder ansehnlich (3, 4), pentacyclisch, meist trimer, bei 1), 2) oft binär; Perigonkreise spelzenähnlich bei 1), 2), als Kelch und Corolle entwickelt bei 3), 4); oberständige zwei- oder dreifächerige Kapsel mit loculicider Dehiscenz: Samenknospe gerade, daher der Embryo (βλάστη) der Basis des Samens gegenüber (ἐναντίος) liegt. — Pflanzen mit grasähnlichem Habitus (1—3) oder saftige Stauden (4).

Familien: 1) Restiaceen,
2) Eriocauloneen,
3) Xyrideen,
4) Commelyneen.

Reihe III. Corollifloren.

Die beiden Perigonkreise deutlich, meist gross und corollinisch entwickelt; die beiden Staminalkreise vollständig ausgebildet oder zum Theil durch Abortus und Staminodienbildung mangelhaft; ein Carpellkreis; die fünf Kreise mit einzelnen Ausnahmen dreigliedrig.

Ordnung 7. Liliifloren. Inflorescenzen sehr verschieden racemös oder cymös; grosse Blüthen zuweilen vereinzelt. Mit einzelnen Ausnahmen zweizähliger, vier- oder selbst fünfzahliger Kreise sind die pentacyclischen Blüthen dreizählig; bei den Irideen fehlt der innere Staubblattkreis; die Perigonkreise sind gleichartig, bei 1) unscheinbar, spelzenartig, meist aber beide corollinisch (2, 3, 5—8) oft gross; zuweilen alle sechs Blätter röhrig verwachsen (6 und sonst), oft mit epipetalen und episepalen Staubfäden; Fruchtknoten oberständig bei 1), 2), sonst unterständig, meist eine dreifächerige Kapsel oder Beere bildend. Embryo von Endosperm umschlossen. — Pflanzen von sehr verschiedenem Habitus; kräftige oberirdische holzige Stämme mit Dickenwachsthum bei Dracaenen, Aloë, Yucca (zu 2 gehörig), häufiger unterirdische Rhizome, Knollen, Zwiebeln, aus denen krautige Jahrestriebe entspringen; Blätter meist schmal und lang, bei 4) mit breiter Lamina und dünnem Stiel.

Familien: 1) Juncaceen,
2) Liliaceen,
3) Irideen,
4) Dioscoreen,
5) Taccaceen,
6) Haemodoraceen,
7) Pontaderiaceen.

Ordnung 8. Ananasinen. Blüthen aus den typischen fünf dreizähligen Kreisen bestehend, äusseres Perigon als Kelch, inneres als Corolle entwickelt; der dreifächerige vielsamige Fruchtknoten ober- oder unterständig; Embryo neben dem Endosperm. — Blätter lang, oft sehr schmal.

Familie: Bromeliaceen.

Ordnung 9. Scitamineen. Die dreigliedrigen Blüthenkreise sind zygomorph entwickelt; beide Perigonkreise oder nur der innere (2, 3) corollinisch; von den Staubblättern abortirt bei 1) das hintere des inneren Kreises, welches bei 2), 3) allein fruchtbar wird (bei 3) nur mit halber Anthere), während die anderen corollinischen Staminodien darstellen (vergl. Fig. 428—430); Frucht unterständig, dreifächerig; Beere oder Kapsel. Kein Endosperm, reichliches Perisperm. — Meist stattliche, oft colossale (1) krautige Stauden aus dauerndem Rhizom, mit grossen Blättern, die meist in eine breite Lamina, Stiel und Scheide gegliedert sind.

Familien: 1) Musaceen,
2) Zingiberaceen,
3) Cannaceen.

Ordnung 10. Gynandrae. Die ganze Blüthe nach Anlage und Ausbildung zygomorph; durch Drehung des langen unterständigen Fruchtknotens (1) wird die Vorderseite der entwickelten Blüthe gewöhnlich nach hinten gekehrt; die beiden dreigliedrigen Perigonkreise corollinisch, das hintere Blatt des inneren (Labellum) meist mit einem Sporn versehen; von den typischen sechs Staubgefässen der beiden Kreise kommen nur die vorderen zu weiterer Ausbildung, und zwar wird bei den Orchideen (mit Ausnahme der Cypripedien) das vordere des äusseren Kreises allein fertil mit grosser Anthere, die beiden vorderen des inneren bilden kleine Staminodien; gerade diese letzteren aber werden bei den Cypripedien fertil, das vordere äussere ein grosses Staminodium; bei den Apostasieen ebenso, oder die vorderen drei sind fertil. Die Filamente der fertilen und sterilen Staubblätter mit den drei Griffeln zu einem Gynostemium verwachsen; Pollen in vereinzelten Körnern, Tetraden, Massen oder Pollinarien; Fruchtknoten unterständig, einfächerig, mit wandständigen (Orchideen) oder dreifächerig mit centralen Placenten (Apostasieen); Samenknospen anatrop; Samen sehr zahlreich, sehr klein ohne Endosperm, mit ungegliedertem Embryo. — Kleine Kräuter oder grössere Stauden; die tropischen Orchideen oft auf Bäumen mit eigenthümlichen Luftwurzeln befestigt; die einheimischen mit unterirdischen Rhizomen oder Knollen perennirend; manche Orchideen sind chlorophyllfreie Humusbewohner, einige sogar wurzellos (Epipogum, Corallorrhiza).

Familien: 1) Orchideen,
2) Apostasieen.

Die Burmanniaceen mit cymöser Inflorescenz, drei epipetalen oder sechs fruchtbaren Staubgefässen, dreitheiligem freiem Griffel und ein- oder dreifächerigem, unterständigem Fruchtknoten schliessen sich den Gynandrae durch ihren kleinen endospermfreien Samen und den ungegliederten Embryo an; auch unter diesen meist kleinen Pflänzchen finden sich chlorophyllfreie Humusbewohner.

Klasse XII.

## Die Dicotyledonen.

1. **Der reife Same der Dicotylen** enthält entweder ein grosses Endosperm und einen kleinen Embryo (Euphorbiaceen, Coffea, Myristica, Umbelliferen, Ampelideen, Polygoneen, Caesalpineen u. a.), oder dieser ist verhältnissmässig gross und das Endosperm nimmt einen kleinen Raum ein (Plumbagineen, Labiaten, Asclepiadeen u. v. a.), oder endlich das Endosperm fehlt ganz, und der Embryo erfüllt allein den von der Samenschale umschlossenen Raum, wobei der reife Embryo häufig eine sehr beträchtliche Grösse erreicht (Aesculus, Quercus, Castanea, Juglans, Cucurbita, Tropaeolum, Phaseolus, Faba), in kleinen Samen aber auch von mässigem Umfang bleibt (Cruciferen, Compositen, Rosifloren u. a.). Der Mangel des Endosperms beruht gewöhnlich auf der Verdrängung desselben durch den vor der Samenreife rasch heranwachsenden Embryo, nur in vereinzelten Fällen ist es bei den Dicotylen schon der Anlage nach rudimentär (Tropaeolum, Trapa); bei den Nymphaeaceen und Piperaceen bleibt der Embryo und das ihn umgebende Endosperm klein, der übrige Raum innerhalb der Samenschale ist von Perisperm erfüllt.

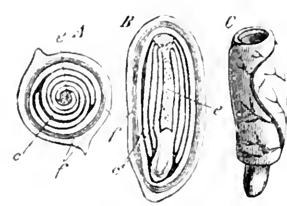


Fig. 434. *Chimonanthus fragrans*; *A* Querschnitt der noch nicht ganz reifen Frucht: *B* Längsschnitt derselben: *f* die dünne Fruchtschale; *e* Ueberrest des Endosperms, *c* Cotyledonarblätter; *C* der Embryo aus dem Samen genommen, zeigt die um einander gewickelten Cotyledonen, unten das Wurzelende.

2. **Der Embryo** erlangt bei den chlorophyllfreien, kleinsamigen Schmarotzern und Humusbewohnern bis zur Samenreife meist eine sehr geringe Grösse und bleibt ungegliedert; bei Monotropa bleibt er sogar zweizellig und selbst bei der chlorophyllhaltigen Pyrola secunda wird er nur acht- bis sechzehnzellig (Hofmeister); einen sehr kleinen noch ungegliederten Embryo in Form eines rundlichen Gewebekörpers enthalten die reifen Samen der Orobanchen, Balanophoren, Rafflesiaceen u. a.; der Embryo von Cuscuta ist zwar ziemlich gross und lang, Blatt- und Wurzelbildung[1] aber an der fadenförmigen Axe unterdrückt. Die zwar schmarotzende, aber chlorophyllreiche Mistel (Loranthaceen) entwickelt dagegen einen nicht nur grossen, sondern auch wohl ausgebildeten Embryo.

Ist der Embryo des reifen Samens, wie gewöhnlich, gegliedert, so besteht er aus einem Axenkörper und zwei opponirten ersten Blättern, zwischen denen jener als nackter Vegetationskegel endigt (Cucurbita) oder eine zuweilen mehrblättrige Knospe trägt (Phaseolus, Faba, Fig. 436, Quercus u. a.); nicht selten bildet sich statt der beiden opponirten Cotyledonen ein dreigliedriger Quirl von solchen bei Pflanzen, die normal nur zwei besitzen (Phaseolus, Quercus, Amygdalus u. v. a.[2]). Die opponirten Cotyledonen sind gewöhnlich gleichartig geformt und gleich stark; bei Trapa bleibt jedoch der eine viel kleiner als der andere, und es finden sich selbst einzelne Fälle, wo überhaupt nur ein Cotyledonarblatt vorkommt; so bei Ranunculus Ficaria[3], wo es unten scheidig ist, und bei Bulbocapnos (einer

1) Nach Uloth (Flora 1860, p. 265) fehlt sogar die Wurzelhaube. — Ueber die Schmarotzer überhaupt vergl. Solms-Laubach in Jahrb. f. wiss. Bot. VI, p. 599 ff.

2) Zahlreiche andere Fälle siehe Bot. Zeitung 1869, p. 875.

3) Irmisch: Beiträge zur vergl. Morphol. d. Pfl. Halle 1854, p. 12.

Section von Corydalis. — Die beiden Cotyledonen bilden gewöhnlich die weit überwiegende Masse des reifen Embryo, so dass der Axenkörper nur als ein kleines zapfenförmiges Anhängsel zwischen ihnen erscheint; dieses Verhalten ist besonders dann auffallend, wenn im endospermfreien Samen der Embryo eine sehr bedeutende absolute Grösse erreicht und die Cotyledonen zu zwei dicken, fleischigen Körpern anschwellen, wie bei Aesculus, Castanea, Quercus (Fig. 438). Amygdalus, Vicia Faba, Phaseolus, Bertholletia excelsa (Paranuss) u. v. a.; gewöhnlicher sind übrigens die Cotyledonen dünn, einfach geformten kurz gestielten Laubblättern ähnlich (Cruciferen, Euphorbiaceen, Tilia, letztere mit drei- bis fünflappiger Cotyledonarspreite), häufig liegen sie mit ihren Innenflächen platt an einander (Fig. 435, 436), nicht selten sind sie aber auch gefaltet oder knitterig hin und her gebogen (so z. B. Theobroma mit dicken, Acer, Convolvulaceen u. a. mit dünnen Cotyledonen), seltener spiralig um einander gewickelt (Fig. 434).

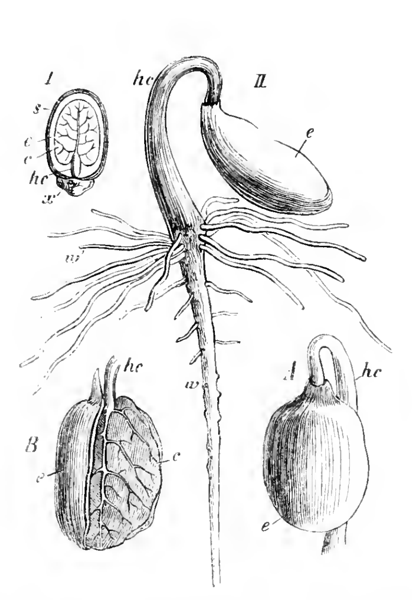



Fig. 435. Ricinus communis: *I* der reife Same längs durchschnitten, *II* die Keimpflanze, deren Cotyledonen noch im Endosperm stecken, was durch *A* und *B* noch näher ersichtlich wird. — *s* Samenschale, *e* Endosperm, *c* Cotyledon, *hc* hypocotyles Stammglied, *w* Hauptwurzel, *w'* Nebenwurzeln derselben; *x* ein den Euphorbiaceen eigenthümliches Anhängsel des Samens (Caruncula).

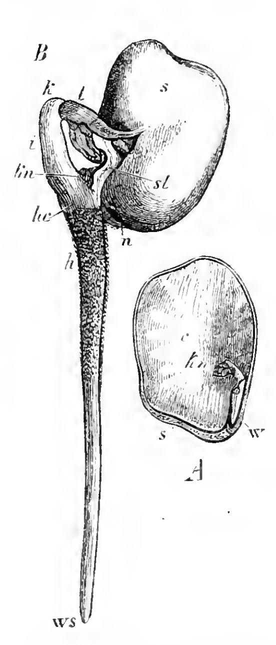



Fig. 436. Vicia Faba: *A* Same nach Wegnahme des einen Cotyledons, der andere ist noch erhalten *c*, *w* Wurzelende, *kn* Knospe des Embryo, *s* Samenschale; *B* keimender Same; *s* Schale, *l* abgerissener Lappen derselben, *n* Nabel; *st* Stiel eines Cotyledons, *k* Krümmung des epicotylen Axenglieds *i*, *hc* das sehr kurze hypocotyle Glied, *h* die Hauptwurzel, *ws* deren Spitze, *kn* Axelknospe des einen Cotyledons.

Die Axe des Embryo ist unterhalb der Cotyledonen gewöhnlich zapfenartig verlängert und wird in dieser Form von der beschreibenden Botanik als Würzelchen (radicula) bezeichnet. Der zapfenförmige Körper besteht jedoch in seinem oberen, meist grösseren Theil aus dem hypocotylen Stammglied, und nur das untere, hintere, oft sehr kurze Endstück ist die Anlage der Hauptwurzel (Fig. 437); im Gewebe der letzteren sind zuweilen schon die ersten Nebenwurzelanlagen kenntlich (Cucurbita und nach Reinke bei Impatiens).

3. **Die Keimung** wird, nachdem die Samenschale oder bei trockenen Schliessfrüchten das Pericarp durch das Anschwellen des Endosperms oder der Cotyledonen selbst geöffnet worden ist, meist dadurch eingeleitet, dass das hypocotyle Glied sich soweit verlängert, um die Wurzel aus dem Samen hinauszuschieben, worauf diese selbst rasch zu wachsen beginnt und gewöhnlich eine beträchtliche Länge erreicht und Nebenwurzeln in acropetaler Folge bildet, während Cotyledonen und Keimknospe noch im Samen verweilen (Fig. 435, 436, 437). Dicke, fleischige Cotyledonen bleiben während der Keimung gewöhnlich im Samen stecken und gehen, nachdem sie ausgesogen sind, endlich zu Grunde (Phaseolus multiflorus, Vicia Faba Fig. 436, Quercus, Fig. 438); in diesem Fall strecken sich die Cotyledonarstiele so weit, dass dadurch die zwischen ihnen eingeschlossene Keimknospe hinausgeschoben wird (Fig. 438), die nun aufrecht emporwächst, so dass der Same sammt den Cotyledonen als seitliches Anhängsel der Keimaxe erscheint. Gewöhnlich aber sind die Cotyledonen, zumal dann, wenn sie dünn sind, zu weiterer Entwickelung bestimmt, sie bilden die ersten Laubblätter der Pflanze; um sie und die zwischen ihnen liegende Keimknospe aus dem Samen zu befreien, streckt sich das hypocotyle Glied beträchtlich in die Länge, was zunächst eine aufwärts gerichtete Krümmung desselben (Fig. 435) veranlasst, da die Cotyledonen noch im Samen festgehalten sind, das untere Ende aber durch die Wurzel im Boden befestigt ist: endlich wird durch eine letzte Streckung des unteren hypocotylen Stückes der obere Theil desselben sammt den Cotyledonen in hängender Stellung aus den Samen hervorgezogen und über die Erde gebracht, um sich hier gerade zu strecken und die Cotyledonen in der Luft auszubreiten, zwischen denen die nun schon weiter fortgebildete Keimknospe emporstrebt; die so ans Licht gebrachten Cotyledonen wachsen nun meist rasch und beträchtlich und bilden die ersten einfach geformten grünen Blätter der jungen Pflanze (Cucurbita, Cruciferen, Acer, Convolvulaceen, Euphorbiaceen u. v. a.). Enthält der Same Endosperm, so werden die Cotyledonen erst nach Aufsaugung desselben herausgezogen (Fig. 435). Zwischen den hier geschilderten verschiedenen Keimungsarten kommen manche Uebergangsformen vor, zuweilen treten, durch besondere Lebensverhältnisse veranlasst, eigenthümliche Erscheinungen dabei auf; bei Trapa z. B. bleibt die Hauptwurzel, die der Anlage nach schon rudimentär ist, ganz unentwickelt, das hypocotyle Glied krümmt im Wasser, auf dessen Grund

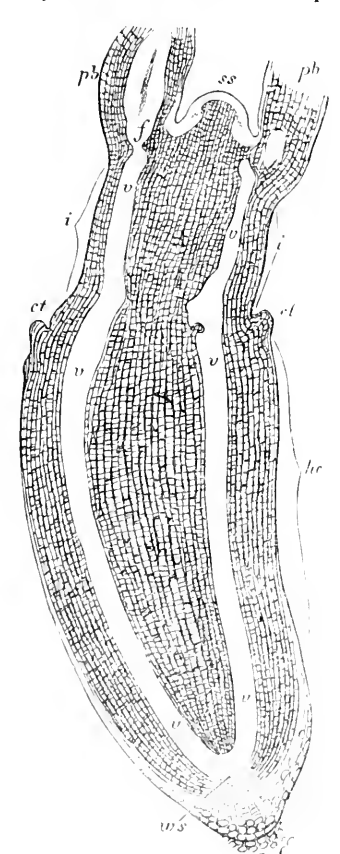



Fig. 437. Phaseolus multiflorus: Längsschnitt der Keimaxe des reifen Samens, parallel den Cotyledonen, etwa 30mal vergr. *ss* Stammscheitel, *ws* Wurzelspitze; *hc* das hypocotyle Stammstück; *ct* Wülste neben der Insertion der Cotyledonen; *i* das erste Internodium, *pb* die Stiele der ersten Laubblätter (Primordialblatter), *v v f* das Procambium der Fibrovasalstrange.

der Same keimt, sein unteres Ende bei beträchtlicher Verlängerung aufwärts: aus ihm treten frühzeitig Reihen zahlreicher Seitenwurzeln hervor, welche die Pflanze im Boden befestigen.

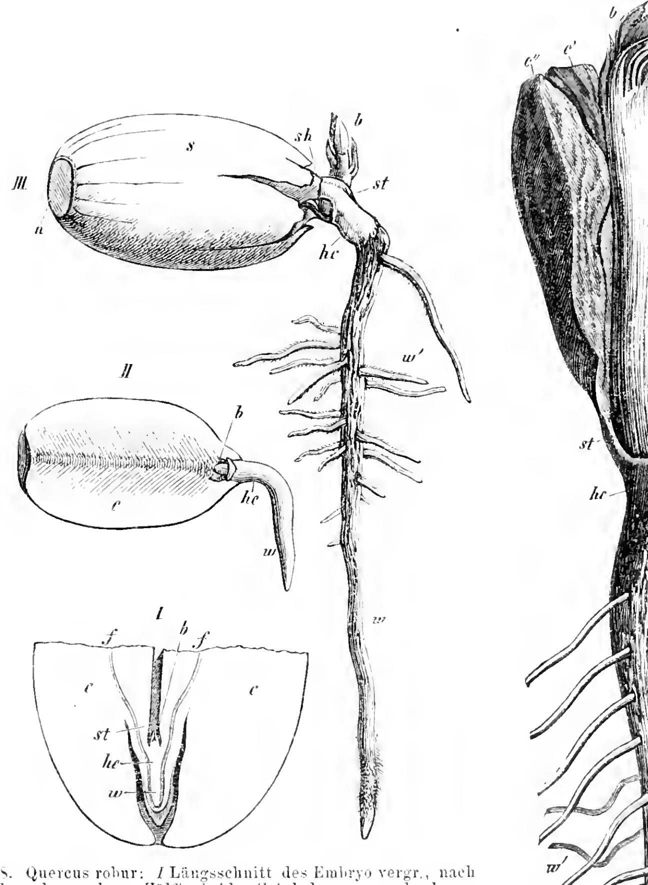


Fig. 438. Quercus robur: *I* Längsschnitt des Embryo vergr., nach Wegnahme der vorderen Hälfte beider Cotyledonen *c*, *c*: das hypocotyle Glied *hc*, sammt Hauptwurzel *w* und Keimknospe *b* ist zwischen die Basaltheile der dicken Cotyledonen eingeschlossen; *st* Stiele der letzteren; *II* beginnende Keimung: Fruchtschale und ein Cotyledon sind entfernt, das hypocotyle Glied und die Wurzel *w* haben sich verlängert (nat. Gr.). — *III* weiter fortgeschrittene Keimung nach Austritt der Keimknospe *b* aus der Samenschale *sh* und der Fruchtschale *s* durch Streckung der Cotyledonarstiele *st*; *w* Hauptwurzel, *w'* deren Nebenwurzeln.

Fig. 439. Keimende Mandel (der eine Cotyledon gespalten *c' c''*); Buchstaben wie bei voriger Fig.; *i* das sehr kräftig entwickelte erste Internodium.

1) Die Erstarkung der Keimpflanze kann unter kräftiger Fortbildung der primären Keimaxe stattfinden; indem diese (gewöhnlich aufrecht) fortwächst, wird der aus der Keimknospe sich entwickelnde Spross zum Hauptstamm der Pflanze, der am Gipfel sich verlängernd, meist schwächere Seitensprosse erzeugt (Helianthus, Vicia, Populus, Impatiens u. a.); bei ausdauerndem Hauptstamm pflegt eher oder später der Gipfel desselben seine weitere Entwickelung einzustellen, oder die ihm nächsten Seitensprosse werden ebenso kräftig als er, es entsteht, indem die unteren Zweige absterben, der Hauptstamm sich »reinigt«, eine Baumkrone

oder der primäre Stamm wächst als Sympodium aufrecht fort (Linde, Ricinus), oder es entstehen schon früh an der Basis des Hauptsprosses Seitentriebe, die ebenso kräftig wie er sich entwickeln und einen Strauch bilden. — Wenn der Keimstamm sich kräftig entwickelt, so pflegt auch die Hauptwurzel des Keims in absteigender Richtung stark zu waechsen[1], eine sogen. Pfahlwurzel zu bilden, aus welcher, so lange sie selbst noch in die Länge wächst, die Seitenwurzeln in acropetaler Richtung zahlreich hervortreten; hört später ihr Längenwachsthum auf, so entstehen auch Adventivwurzeln zwischen den vorigen aus ihr, die gleich diesen sich kräftig entwickeln und Seitenwurzeln in mehreren Generationen erzeugen können; so entsteht ein mächtiges Wurzelsystem, dessen Centrum die primäre Hauptwurzel des Keims ist, und ebenso lange andauert wie der Stamm selbst; durch nachträgliches Dickenwachsthum nimmt der Hauptstamm (wie dessen Zweige) die Form eines schlanken aufrechten Kegels an, dessen Basis auf der Basis des umgekehrten Kegels ruht, den die ebenfalls sich verdickende Hauptwurzel darstellt. Während diese, hier in schematischer Einfachheit angedeuteten Vorgänge bei den Coniferen fast ausnahmslos auftreten, kommen dagegen bei den Dicotylen auch häufig Abweichungen vor, welche den bei den Monocotylen genannten ähnlich sind: die primäre Axe stirbt bald nach der Keimung oder am Ende der ersten Vegetationsperiode, oft sammt der Hauptwurzel ab, während die Axelsprosse der Cotyledonen oder höherer Blätter das Leben des Individuums übernehmen; so tritt z. B. bei Dahlia variabilis am Schluss der ersten Vegetationsperiode der Keimpflanze eine kräftige Wurzel seitlich aus dem hypocotylen Glied hervor, die dann knollig anschwillt; das primäre Wurzelsystem und die epicotyle Axe verschwindet, und es bleibt nur die neue Wurzel, das hypocotyle Glied und die Axelknospen der Cotyledonen für die Fortsetzung der Vegetation übrig; noch auffallender ist es bei Ranunculus Ficaria, wo nach der Entwickelung der Hauptwurzel eine knollig anschwellende Seitenwurzel unter der primären Keimaxe (von einer Coleorrhiza umgeben) entsteht und sammt dieser sich erhält, während jene und die ersten Blätter verderben. Unter den zahlreichen hierher gehörigen Fällen mag noch auf Physalis Alkekengi, Mentha arvensis, Bryonia alba, Polygonum amphibium, Lysimachia vulgaris hingewiesen sein[2]. Den Dicotylen fehlt die bei den Monocotylen so häufige Zwiebelbildung nicht, wenn sie auch nicht häufig vorkommt (Oxalisarten), dafür treten desto häufiger Knollen, als Anschwellungen unterirdischer Zweige, Stolonen oder dünne oder dicke Rhizome auf; auch die grosse Mehrzahl der Dicotylen sind unterirdisch perennirende Pflanzen, die ihre Laub- und Blüthensprosse periodisch emporsenden, um sie nach Ablauf je einer Vegetationsperiode absterben zu lassen (»einzuziehen«). In allen solchen Fällen, wo das primäre Wurzelsystem der Keimpflanze zu Grunde geht, entwickeln sich wiederholt neue Wurzeln aus den Stammtheilen, und die Fähigkeit der meisten Dicotylen, aus diesen, zumal wenn sie feucht und dunkel gehalten werden, Wurzeln zu bilden, gestattet ihre Fortpflanzung aus Zweigen und Zweig-

1) Eine der entschiedensten Ausnahmen bietet die Gattung Cuscuta ohne Hauptwurzel, deren hinteres Axenende bei der Keimung zwar in den Boden eindringt, aber bald abstirbt, wenn der obere fadenförmige Axentheil eine Nahrpflanze umschlungen und sich an dieser durch Saugwurzeln befestigt hat, um später kräftig fortzuwachsen und sich zu verzweigen.

2) Das Obige nach Irmisch's ausführlichen Darstellungen in dessen Beiträgen zur vergl. Morphol. der Pfl. Halle 1854, 1856, Botan. Zeitg. 1861 und anderwärts.

stücken fast beliebiger Art. Manche Arten klettern vermöge der regelmässig aus dem dünnen, einer Stütze bedürftigen Stamm hervortretenden Wurzeln, wie der Epheu, andere senden Ausläufer weithin, deren Knospe einen neuen Stock bildet, während der so entstehende Stamm sich bewurzelt (Fragaria) u. s. w.; im Allgemeinen ist auch in dieser Klasse die Reihenfolge im Auftreten neuer Wurzeln aus dem Stamm eine acropetale, nur kommen sie meist erst weit hinter der fortwachsenden Knospe zum Vorschein, bei vielen Cacteen aber nicht selten dicht unter dieser.

5) Die Verzweigung. Die normale monopodiale Auszweigung ist axillär, die Seitensprosse entspringen in dem Winkel, den die Mediane des Blattes mit dem darüber stehenden Internodium bildet; innerhalb des vegetativen Stockes wird an jeder Blattaxel wenigstens ein Seitenspross angelegt, wenn auch bei weitem nicht sämmtliche Axelknospen zur Entfaltung gelangen; zuweilen entstehen über dem eigentlichen ursprünglichen Axelspross noch andere in einer Längsreihe, so z. B. über den Laubblattaxeln bei Aristolochia Sipho, Gleditschia, Lonicera[1]), über den Axeln der Cotyledonen von Juglans regia, des geförderten Cotyledons von Trapa. Bei Holzpflanzen wird nicht selten die zur Ueberwinterung bestimmte Axelknospe von der Basis des Blattstiels so umwachsen, dass sie erst nach dem Abfallen desselben sichtbar wird, wie bei Rhus typhium, Virgilia lutea, Platanus u. a. (intrapetiolare Knospen). — Ausser der gewöhnlichen axillären Verzweigung sind einige Fälle zwar seitlicher, monopodialer, aber extraaxillärer Verzweigung bei Dicotylen bekannt; dahin gehört die Entstehung der Rankenzweige von Vitis und Ampelopsis, welche unterhalb des Vegetationspunctes, dem jüngsten Blatte gegenüber, etwas später als dieses aus dem Mutterspross hervortreten (nach Nägeli und Schwendener); bei Asclepias syriaca u. a. steht unterhalb der terminalen Inflorescenz ein vegetativer Seitenzweig zwischen den Insertionen der Laubblätter, die selbst noch Axelsprosse stützen. Nach Pringsheim[2]) entstehen auf der concaven Seite des langen, spiralig eingekrümmten Vegetationskegels von Utricularia vulgaris seitliche Sprossungen, die er für extraaxilläre Zweige (Rankenzweige) hält, während in den Axeln der zweireihig am convexen Rücken des Sprosses stehenden Blätter oder neben diesen »normale« Sprosse auftreten; es scheint mir jedoch die Annahme gestattet, dass jene extraaxillären Gebilde der concaven Seite des Muttersprosses eigenthümlich geformte Blätter[3]) sind; in ihren Axeln bilden sich Inflorescenzen.

Das nicht seltene Fehlen der Deckblätter in den Inflorescenzen darf nicht in dieselbe Kategorie mit den genannten Fällen extraaxillärer Verzweigung gestellt werden; dort sind in der Nähe der extraaxillären Seitenzweige grosse Blätter vorhanden, in deren Axeln wirklich auch Zweige entstehen: hier dagegen wie bei den Cruciferen, im Köpfchen vieler Compositen, ist die Blattbildung der sich verzweigenden (die Blüthen oder Inflorescenzzweige tragenden) Axe selbst überhaupt unterdrückt, es sind keine Blattaxeln vorhanden, neben denen die Zweige stehen

1) Vergl. Guillard: Bull. Soc. bot. de France. IV. 1857, p. 939 (cit. bei Duchartre, Eléments de Bot., p. 408).

2) Zur Morphologie der Utricularien: Monatsber. d. k. Akad. der Wiss. Febr. 1869.

3) Es kommt natürlich darauf an, was man überhaupt ein Blatt und was man einen Spross zu nennen habe; das ist aber nicht blos Sache der Beobachtung, sondern noch mehr Sache zweckmässiger, conventioneller Begriffsbestimmung.

könnten; sie entstehen aber so, als ob Blätter wirklich da wären. Ueber diese Abänderung der Verzweigungsverhältnisse bei dem Uebergang aus der vegetativen in die florale Region, so wie auch über die häufige Verschiebung der Deckblätter auf ihren Axelspross hinauf ist das p. 576 Gesagte zu vergleichen.

Adventivsprosse gehören, wie bei den Phanerogamen überhaupt, auch bei den Dicotylen zu den Seltenheiten; sehr bekannt sind die gewöhnlich an den Blatträndern (in deren Einkerbungen) von Bryophyllum calycinum exogen entstehenden, die dann als Brutknospen einer weiteren Entwickelung fähig sind; bei Begonia coriacea finden sich zuweilen Adventivknospen in Form kleiner Zwiebeln auf der schildförmigen Blattfläche da, wo die Hauptnerven ausstrahlen (nach Peterhausen)[1]). Ueber die Adventivsprosse an den Blättern von Utricularia vergl. Pringsheim's cit. Abhandlung. Häufiger entspringen Adventivsprosse aus Wurzeln (Linaria vulgaris, Cirsium arvense, Populus tremula, Pyrus malus u. v. a. Hofmeister). Die aus der Rinde älterer Baumstämme hervortretenden Sprosse dürfen nicht ohne Weiteres für Adventivknospen gehalten werden, da sich die zahlreichen ruhenden Knospen der Holzpflanzen lange versteckt lebensfähig erhalten können.

6) Die Blätter der Dicotylen zeigen in ihren Stellungs- und Formverhältnissen eine grössere Mannigfaltigkeit, als die aller anderen Pflanzenklassen zusammengenommen. Das gewöhnlich mit einem zweigliedrigen Cotyledonarquirl der Keimpflanzen beginnende Stellungsverhältniss setzt sich entweder in decussirten Paaren fort, oder geht in alternirend zweizeilige, oder in mehrgliedrig verticillirte oder in schraubige Stellungen der verschiedensten Divergenzen über. Einfachere Stellungsverhältnisse, zumal die Decussation zweigliedriger Quirle, sind gewöhnlich in ganzen Familien constant, complicirtere Verhältnisse meist inconstant. Die Axelsprosse beginnen gewöhnlich mit einem Paar opponirter oder verschieden hoch entspringender Blätter, die rechts und links von der Mediane des Mutterblattes stehen.

Von den Blattformen, auch abgesehen von den Formationen der Schuppen (Niederblätter an unterirdischen Stammtheilen und Hüllschuppen der Dauerknospen), Hochblätter und Blüthenphyllome, in Kürze einen Ueberblick zu geben, ist einfach unmöglich; hier mögen nur einige derjenigen Formenverhältnisse der Laubblätter genannt werden, die den Dicotylen allein oder vorwiegend eigenthümlich sind. Gewöhnlich gliedern sich die Laubblätter in einen dünnen Stiel und eine flache Lamina; diese ist sehr häufig verzweigt, d. h. gelappt, gefiedert, zusammengesetzt, zertheilt; auch wo sie eine einheitliche Platte darstellt, ist die Neigung zur Verzweigung gewöhnlich durch Einkerbungen, Zähne, Ausschnitte am Rande angedeutet. Die Verzweigung der Lamina ist gewöhnlich entschieden monopodial angelegt; sie kann sich aber in cymöser Weise fortentwickeln, indem rechts und links von einem Mitteltheile des Blattes je eine schraubelartige Folge seitlicher Lappen entsteht (so z. B. bei Rubus, Helleborus). — Die scheidenförmige, stengelumfassende Basis ist bei den Dicotylenblättern nicht häufig (Umbelliferen), dafür treten desto öfter Nebenblätter (stipulae) auf. Als besonders eigen-

1) Beitr. zur Entw. der Brutknospen (Hameln 1869), wo auch verschiedene Beispiele von Axelsprossen, die sich zu abfallenden Brutknospen bei Dicotylen entwickeln, besprochen sind; so Polygonum viviparum, Saxifraga granulata, Dentaria bulbifera, Ranunculus Ficaria.

thümlich ist die nicht seltene Verschmelzung opponirter Blätter in eine vom Stengel durchbohrte Lamelle zu erwähnen (Laminum amplexicaule, Dipsacus fullonum, Silphiumarten, Lonicera Caprifolium, manche Eucalyptus u. a.), ebenso die rechts und links von der Blattinsertion hinablaufenden Laminastreifen, durch welche die geflügelten Stengel von Verbascum thapsiforme, Onopordon u. a. ausgezeichnet sind; auch das nicht selten vorkommende schildförmige Laubblatt (folium peltatum) findet sich kaum in einer anderen Klasse in so ausgeprägter Form (Tropaeolum, Victoria regia u. a.). Die Fähigkeit der Dicotylen, ihre Laubblätter den verschiedensten Lebensverhältnissen entsprechend zu Organen der verschiedensten Function auszubilden, zeigt sich besonders auffallend in dem so häufigen Vorkommen von Blattranken und Blattdornen, noch mehr in der Aecidienbildung der Nepenthen, Cephaloten, Saracenien.

Die Nervatur der Laubblätter (abgesehen von den dicken Blättern der Fettpflanzen) ist durch die zahlreichen auf der Unterseite vortretenden Nerven und durch die zahlreichen, krummlinigen Anastomosen derselben mittels feiner, im Mesophyll selbst verlaufender Fibrovasalstränge ausgezeichnet. Der Mittelnerv, der das Blatt meist in zwei symmetrische, zuweilen jedoch auch in sehr unsymmetrische Hälften theilt, giebt nach rechts und links seitliche Nerven ab, oft entspringen von der Basis der Lamina aus rechts und links vom Medianus noch je ein, zwei, drei starke Nerven, die sich ähnlich wie jener verhalten. Das ganze System der vorspringenden Nerven eines Laubblattes verhält sich wie ein monopodial angelegtes, in einer Fläche entwickeltes Verzweigungssystem, dessen Zwischenräume mit grünem Mesophyll ausgefüllt sind, in welchem die zu einem kleinmaschigen Netzwerk verbundenen Anastomosen liegen; innerhalb der Maschen entspringen meist noch feinere Bündel, die dann im Mesophyll blind endigen. Bei den schuppenförmigen oder häutigen Niederblättern, Hochblättern und Hüllblättern der Blüthe fehlen die vorspringenden Nerven meist, die Nervatur ist einfacher und gleicht mehr der der Monocotylen.

7) Die Blüthe[1]. Bei der grossen Mehrzahl der Dicotylen sind die Blüthentheile in Kreise geordnet (die Blüthen cyclische); nur bei einer verhältnissmässig geringen Anzahl von Familien (Ranunculaceen, Magnoliaceen, Calycantheen, Nymphaeaceen, Nelumbieen) sind sie sämmtlich oder zum Theil spiralig gestellt (acyclisch oder hemicyclisch)[2].

Die cyclischen Blüthen haben meist fünfgliedrige, seltener viergliedrige Kreise, die beide innerhalb derselben natürlichen Verwandtschaftsgruppen angetroffen werden; drei- und zweigliedrige Blüthenkreise, oder Zusammenstellungen von zwei- und viergliedrigen sind weit seltener als die fünfgliedrigen und gewöhnlich charakteristisch für kleinere Gruppen des natürlichen Systems.

Fünf- oder viergliedrige Blüthen bestehen gewöhnlich aus vier Kreisen, die als Kelch, Corolle, Androeceum, Gynaeceum ausgebildet sind; bei drei- und zweigliedrigen Blüthen ist die Zahl der Kreise viel variabler, nicht selten werden

1) Die hier folgenden Blüthendiagramme sind z. Th. nach eigenen Untersuchungen, vorwiegend aber nach den entwickelungsgeschichtlichen Angaben Payer's und mit Benutzung der Flora von Döll entworfen. — Die unter den Diagrammen stehenden Figuren sollen Zahl und Verwachsung der Carpelle sowie die Placentation bei Pflanzen andeuten, deren Diagramm im Uebrigen dasselbe ist.

2) Vergl. p. 577 und p. 584.

dann zwei- oder mehr Kreise auf je eine Formation verwendet, während bei den erst genannten die Vermehrung der Kreise fast nur auf das Androeceum beschränkt ist.

Nicht selten fehlt die Corolle, die Blüthen heissen dann apetale.




Fig. 440. Caprifoliaceen: A Leycesteria, a Lonicera, b Symphoricarpus.

Fig. 441. Parnassia.

Fig. 442. A Campanula, a Lobelia.

Fig. 443. Valerianeen: A Valeriana, B Centhranthus.

Fig. 444. Cucurbita.

Fig. 445. Compositen.

Fig. 446. Manche Rubiaceen.

Fig. 447. Plantagineen.

Fig. 448. Oleaceen.

Fig. 449. Menispermeen.

Fig. 450. Cinnamomum.

Sind Kelch und Corolle vorhanden, so bestehen sie fast immer (nicht z. B. bei Papaver) aus gleicher Gliederzahl, aber ohne Rücksicht auf die Zahl der Kreise, es kann z. B. der Kelch aus zwei zweigliedrigen decussirten, die Corolle aus einem viergliedrigen Kreis bestehen: Cruciferen. Sind Androeceum und Hülle (gleichgiltig, ob diese nur aus dem Kelch oder aus Kelch und Corolle besteht) in einer Blüthe vorhanden, so sind sie meist gleichzählig (isostemone Blüthen), häufig

sind aber auch mehr, seltener weniger Staubfäden als Hüllenglieder vorhanden (anisostemone Blüthen). Bei fünf- und viergliedrigen Blüthen ist die Zahl der Carpelle meist kleiner als fünf oder vier, bei drei- und zweigliedrigen so wie bei spiraligen sind nicht selten mehr Carpelle vorhanden.

Man sieht schon aus diesen wenigen Andeutungen, dass die Zahlen- und Stellungsverhältnisse in den Blüthen der Dicotylen sehr mannigfaltig sind, sie lassen sich nicht, wie die Monocotylen mit wenigen Ausnahmen, auf einen Typus zurückführen. Selbst die Aufstellung verschiedener Typen für ebenso viele grössere Gruppen ist mit manchen Unsicherheiten verbunden, da es für die Zurückführung mancher Blüthenformen auf allgemeinere Formeln oft an der Kenntniss der Entwickelung fehlt; zudem hat die viel zu weit gehende Anwendung der Spiraltheorie der Blattstellung auch auf cyclische Blüthen das Verständniss derselben vielfach erschwert und Zweifel geschaffen, wo solche ohne jene Theorie nicht zu finden sind.

Für die grosse Mehrzahl der Dicotylen lässt sich die Blüthenformel: $KnCnAn(+n+..)Gn(-m)$ aufstellen: sie gilt für die meisten fünfgliedrigen und ächten viergliedrigen und achtgliedrigen (z. B. Michauxia) Blüthen, so dass also $n = 5$ oder $n = 4$ (resp. 8) ist; im Androeceum ist eine unbestimmte Anzahl von (alternirenden) Kreisen angenommen, $An(+n+..)$, um auch die grosse Zahl von Blüthen, deren Androeceum mehr als einen Kreis enthält (z. B. Fig. 451), mit zu umfassen; die Bezeichnung des Gynaeceums $Gn(-m)$ soll andeuten, dass sehr häufig weniger als 5, resp. 4 (oder 8) Carpelle vorhanden sind; $m$ kann alle Werthe von 0 bis $n$ haben. Sehr häufig bei der Mehrzahl der Gamopetalen und anderwärts sind nur zwei Carpelle vorhanden; sie stehen in diesem Fall median hinten und vorn; unter der Annahme, dass das Gynaeceum typisch fünfgliedrig alternirend und nur durch Abortus zweigliedrig geworden ist, müsste aber höchstens eines median vorn, das andere schief hinten stehen: eine ähnliche Schwierigkeit ergiebt sich auch zuweilen bei dreigliedrigem und eingliedrigem Gynaeceum. Es würde zu weit führen, die Gründe zu entwickeln, die mich dennoch bestimmen, die aufgestellte Formel auch für das Gynaeceum derartiger Blüthen gelten zu lassen; es sei nur erwähnt, dass in den verschiedensten Familien und Ordnungen, wo sonst weniger als fünf Carpelle vorkommen, auch Arten oder Gattungen mit den typischen fünf auftreten.

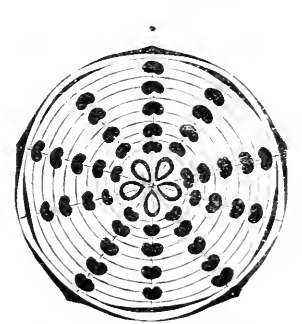


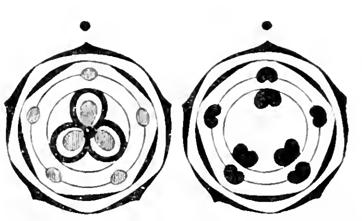
Fig. 451. Aquilegia.

Die Diagramme Fig. 440—448 bieten eine Auswahl von Fällen, welche sich, wenn man auf die eben angedeuteten Bedenken keine weitere Rücksicht nimmt, der allgemeinen Formel unterordnen, die hier den einfacheren Ausdruck, $KnCnAnGn(-m)$ annimmt; dass die durch Puncte in den drei äusseren Kreisen angedeuteten leeren Stellen abortirten Gliedern (in dem schon mehrfach angegebenen Sinne) entsprechen, kann nach der Vergleichung mit nahe verwandten Formen kaum zweifelhaft sein, wenn auch die betreffenden Glieder so vollständig fehlen, dass selbst frühe Entwickelungszustände der Blüthe Nichts mehr von ihnen aufweisen; es gilt dies auch von den zur typischen Anzahl fehlenden Carpellen;

doch kommen andere Fälle vor, wo wie bei Rhus Fig. 452 gewisse Glieder, hier zwei von den drei erscheinenden Carpellen, erst während der weiteren Entwickelung schwinden; besonders lehrreich bezüglich der hier einschlägigen Verhältnisse ist Crozophora tinctoria Fig. 453, deren Blüthen dadurch diclinisch werden, dass bei den einen (den weiblichen) die Stamina als sterile Staminodien sich ausbilden (was als der erste Schritt zum Abortus zu betrachten ist), während bei den anderen (den männlichen Blüthen) die drei Carpelle durch drei fruchtbare Staubblätter ersetzt werden (Payer).

In der Einleitung zu den Angiospermen wurde schon auf die Interponirung eines Kreises von Staubfäden zwischen die Glieder eines früher aufgetretenen


Fig. 452. Rhus (Anacardieen).


Fig. 453. Crozophora, links weiblich, rechts männlich (Euphorbiaceen).

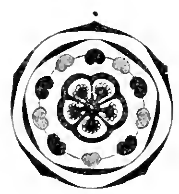

Fig. 454. Fünfgliedrige Ericaceen, Epacrideen.


Fig. 455. Aesculus (Hippocastaneen).

Staminalkreises hingewiesen und erwähnt, dass der interponirte Kreis zuweilen nicht vollzählig ist: diese Erscheinungen kehren in verschieden grossen Gruppen der Dicotylen wieder[1]; Fig. 454 zeigt die grau angedeuteten interponirten Stamina der zehnmännigen Blüthen aus der Gruppe der Bicornes als einen vollzähligen Kreis in den ersten Staminalkreis eingeschaltet; ebenso ist es bei den meisten Gruinales, unter denen die Balsamineen aber nur die typischen fünf, die Lineen und die Gattung Erodium zwischen diesen noch fünf rudimentäre interponirte Stamina aufweisen, während bei Peganum Harmala und Monsonia die Glieder des interponirten und weiter nach aussen stehenden Kreises sich verdoppeln; von besonderem Interesse ist in dieser Hinsicht die Ordnung der Aesculineen, insofern in verschiedenen Familien derselben der interponirte Staminalkreis unvollständig bleibt (Acerineen, Hippocastaneen Fig. 455), so dass die Gesammtzahl der Staubfäden also kein Multiplum der typischen Grundzahl (hier fünf) ist. Unter den

1) Wie aus den Abbildungen Payer's hervorgeht; zuweilen steht der interponirte Kreis, obgleich später entstanden, doch weiter nach aussen als der typische; Hauptsache ist, dass sich die Stellung und Zahl der anderen Blüthentheile ganz so verhält, als ob der interponirte Kreis gar nicht vorhanden wäre.

fünfgliedrigen Blüthen sind noch die Lythrarieen, Crassulaceen und Papilionaceen, unter den viergliedrigen die Oenothereen zu erwähnen, bei denen die Interponirung je eines vollzähligen Staubblattkreises stattfindet.

Eine der merkwürdigsten Abweichungen von den gewöhnlichen Verhältnissen macht sich bei nicht wenigen Familien der Dicotylen darin geltend, dass der einfache Staubblattquirl dem der Corolle superponirt ist, wie in Fig. 456, 457 (ausserdem bei den Rhamneen, Celastrineen, den fünfmännigen Hypericineen, Tilia); Pfeffer[1]) zeigt, dass die beiden superponirten Kreise bei den Ampelideen gesondert und in acropetaler Ordnung entstehen, dass sie dagegen bei den Primulaceen in Form von fünf Höckern auftreten, deren jeder ein Stamen bildet und erst später nach aussen ein Blumenblatt hervorwachsen lässt. In diesen Fällen hat man keine hinreichende Ursache zu der Annahme, dass ein alternirender Kreis zwischen den beiden superponirten ausgefallen sei, in anderen Fällen ist diese Annahme jedoch gerechtfertigt oder sehr wahrscheinlich; so kommen in der

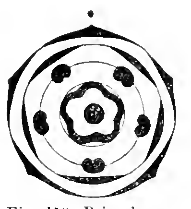


Fig. 456. Primulaceen.

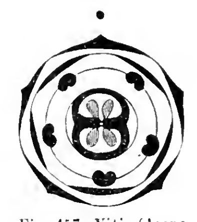


Fig. 457. Vitis (Ampelideen).

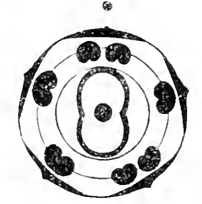


Fig. 458. Scleranthus.

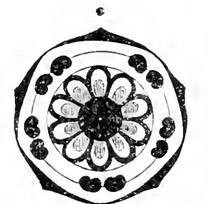


Fig. 459. Phytolacca.



Fig. 460. Celosia.

Ordnung der Caryophyllinen Familien, Gattungen und Arten vor, denen die Blumenkrone fehlt, und wo die Staubblätter den Kelchblättern superponirt sind: da in derselben Verwandtschaftsgruppe auch Pflanzen mit Blumenkrone vorkommen, so darf man annehmen, dass sie da, wo sie fehlt, abortirt ist; das Diagramm dieser Pflanzen wird ausserdem dadurch complicirt, dass eine Neigung zur Verdoppelung der Stamina (Fig. 458, 459) und selbst der Carpelle sich geltend macht.

Wenn in einer Blüthe mehr Stamina als Kelch- oder Corollenglieder vorkommen, so kann dies, wie bereits erwähnt, einerseits durch Vermehrung der Staminalkreise wie in Fig. 451 stattfinden, oder durch Interponirung eines vollständigen oder unvollständigen Kreises in den typischen, oder durch Verdoppelung der Stamina (dédoublement) wie Fig. 458; diese Fälle sind wohl zu unterscheiden von denen, wo eine grössere Zahl von Staubfäden durch Verzweigung primordialer Staubblätter entsteht, ein Vorgang, der bei den Dicotylen in verschiedenen Abtheilungen, zuweilen in ganzen Familien constant vorkommt; so z. B. bei den

---

1) Pfeffer: Bot. Zeitg. 1870, p. 143 und Jahrb. f. wiss. Bot. VIII, p. 194.

Dilleniaceen Fig. 461, den Aurantiaceen Fig. 462, den Tiliaceen Fig. 463, wo jede Gruppe von Antherenzeichen zu einem staminalen Primordium gehört: in diesen Fällen ist die Zahl der Primordien gleich der der Corollen- und Kelchglieder; doch kommt es vor, dass sie kleiner wird als diese (wie bei Hypericum perforatum

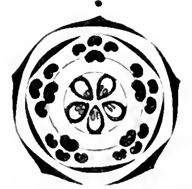




Fig. 461. Candollea (Dilleniaceen).

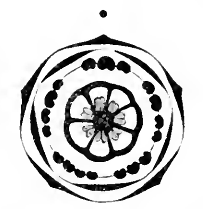


Fig. 462. Citrus (Aurantiaceen).



Fig. 463. Tilia americana.

mit drei Staubbündeln in der pentameren Blüthe), dass also eine Vermehrung der Staubfäden mit einer Verminderung der typischen Zahl der Staubblätter verbunden ist.

Viel seltener als die Verzweigung der Stamina ist die der Carpelle: sehr deutlich ausgesprochen findet sie sich bei den Malvaceen, wo typisch fünf Carpelle vorkommen, die sich auch häufig genug (z. B. bei Hibiscus) als solche ausbilden; bei manchen Gattungen jedoch (Malope, Malva, Althaea u. a.) entstehen zunächst fünf primordiale Carpellanlagen in Form niederer Wülste, die aber sehr frühe schon jeder eine grössere Zahl von neben einander liegenden Auswüchsen bilden, deren jeder einen Griffel und eine einsamige Nische des eigenthümlich geformten Gynaeceums erzeugt (vergl. Payer, organogénie Taf. 6—8).

Diese kurzen Andeutungen werden genügend zeigen, welcher Abänderungen die Zahlen- und Stellungsverhältnisse fähig sind, die sich unter den Ausdruck: $KnCn.An(+n+..)Gn(+m)$ zusammenfassen lassen, der, wie schon erwähnt, vorwiegend die Blüthen mit fünfgliedrigen und ächten viergliedrigen Kreisen umfasst: den rein tetrameren Blüthen schliessen sich nicht nur die achtgliedrigen (wie Michauxia), sondern auch solche mit zweigliedrigen Quirlen an, unter denen besonders die Oenotheren zu nennen sind: unter diesen ist z. B. Epilobium nach der Formel $K2+2C\times 4.A4.4G4$, Circaea nach der $K2C2A2G2$ gebaut: auch Trapa mit $K2+2C\times 4.A4G2$ ist hierher zu rechnen; obgleich bei Epilobium und Trapa der Kelch von zwei Kreisen gebildet wird, so folgen auf diesen aus zwei decussirten Paaren dargestellten Scheinquirl die folgenden Kreise doch gerade so, als ob es ein echter viergliedriger Quirl wäre. — Bei anderen zwei- und viergliedrigen Blüthen tritt aber schon eine beträchtlichere Abweichung ein, insofern auf zwei zweigliedrige Hüllkreise, die sich gleichartig als viergliedriger Kelch oder Corolle ausbilden, sogleich ein Staubblattwirtel folgt, der diesem aus zwei decussirten Paaren zusammengesetzten Scheinquirl superponirt ist, wie bei Urtica und anderen Urticaceen und den Proteaceen mit der Formel $K2+2A4G1$ (Fig. 370).

Unter den zweigliedrigen und den dreigliedrigen Blüthen der Ordnungen: Polycarpicae und Cruciflorae, wo sie vorzugsweise vollkommen entwickelt sind, herrscht eine Neigung, zur Bildung des Kelches, der Corolle, des Androeceums und zuweilen selbst des Gynaeceums mehr als je einen Kreis zu verwenden, was sich durch die allgemeine Formel: $Kp(+p+..)Cp(+p+..)Ap(+p+..)Gp(+p+..)$ ausdrücken lässt: z. B.

Fumariaceen: $K2+2A2+:G2$
Berberideen:
Epimedium: $K2+2C2+2A2+2G1$
Berberis: $K3+3C3+3A3+3G1$
Podophyllum: $K3C3+3^2A3^3+3G1$.
Cruciferen: $K2+2C\times4A2+2^2G2(+2)$.

Sehr mannigfaltige Beispiele für diese allgemeine Formel bietet die Familie der Menispermeen, bei denen die Kreise bald drei-, bald zweigliedrig sind, zuweilen sogar in einer Blüthe zwei- und dreigliedrige vorkommen, und wo fast jedes beliebige Glied durch Abortus verschwinden kann [1]).

Neben den hier genannten dreigliedrigen Blüthen giebt es aber auch solche, die sich der zuerst betrachteten allgemeinen Formel $KnCnAn(+n)Gn(-m)$ anschliessen, wie z. B. Rheum mit $K3C3A3^2+3G3$; noch andere dreigliedrige Blüthen scheinen aber einem dritten Typus anzugehören, wie Asarum mit $K3A3+6G6$.

Wenn die Anzahl der Kreise im Androeceum sich beträchtlich steigert, so geschieht es nicht selten, dass dann auch die Gliederzahl der Kreise sich ändert und verwickelte Alternation derselben eintritt; Blüthen von sonst ganz verschiedenem Bau verhalten sich in dieser Beziehung ähnlich, wie die Papaveraceen einerseits (Fig. 464), die Cistineen und viele Rosaceen andrerseits zeigen.

Wie bei den Monocotylen geht auch bei vielen Dicotylen die Vereinfachung der Blüthen oft so weit, dass jede einzelne entweder nur aus einem Fruchtknoten mit ein oder einigen Staubgefässen, oder bei diclinischer Ausbildung gar nur aus je einem Fruchtknoten und je einem oder mehreren Staubgefässen besteht, während das Perigon entweder ganz fehlt, wie bei den Piperaceen (Salix), oder auf ein napfartiges Gebilde (Populus, Cannabineen ♀), oder auf haarähnliche Schuppen zwischen den verschiedene Blüthen repräsentirenden Geschlechtstheilen reducirt ist (Platanus). Derartige Blüthen sind gewöhnlich sehr klein und meist in reichblüthige Inflorescenzen (Köpfchen, Aehren, Kätzchen) dicht zusammengedrängt. In manchen Fällen kann es selbst fraglich erscheinen, ob man einen Blüthenstand oder eine einzelne Blüthe vor sich hat, wie bei der Gattung Euphorbia (vergl. p. 480 die Anm.).

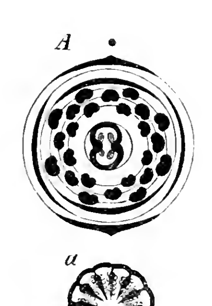



Fig. 464. Papaveraceen *A* Chelidonium, *a* Papaver.

Die Ausbildung der einzelnen Blüthentheile und die Gesammtform der Blüthen im entwickelten Zustand ist so mannigfaltig, dass sich kaum etwas Allgemeines darüber aussagen lässt. Den Dicotylen eigenthümlich ist das Auftreten perigynischer Blüthen und, was auf ähnlichen Wachsthumsvorgängen basirt, das Vorkommen ausgehöhlter Inflorescenzaxen (Feige und ähnliche Bildungen) und der Cupula in einzelnen Familien.

8) Die Samenknospen zeigen bei den verschiedenen Abtheilungen der Dicotylen alle die Verschiedenheiten, welche in der Einleitung p. 556 ff. bereits erwähnt worden sind; häufig ist hier, zumal bei den Gamopetalen, der Knospen-

1) Eichler über die Menispermaceen: Denkschrift der K. bayer. Ges. Regensburg 1864, sowie Payer, organogénie. Taf. 45—49 und Eichler, Flora 1865, No. 2—8 ff.

kern nur mit einem Integument umhüllt, das dann oft vor der Befruchtung sehr dick ist, andrerseits kommt aber auch das dritte Integument, der Samenmantel, hier weit häufiger vor, als bei den Monocotylen; sind zwei Integumente vorhanden, so betheiligt sich, abweichend von den meisten Monocotylen, das äussere an der Bildung der Mikropyle, es umschliesst den Eingang zu dieser, das Exostom. — Bei manchen Schmarotzern sind die Samenknospen rudimentär, bei vielen Balanophoren auf einen nackten, wenigzelligen Knospenkern reducirt, bei den Loranthaceen mit dem Gewebe der Blüthenaxe im unterständigen Fruchtknoten verschmolzen.

9) Der Embryosack[1] verhält sich bei der Mehrzahl der Dicotylen vor und nach der Befruchtung ähnlich wie bei den Monocotylen, das Endosperm wird meist durch freie Zellbildung angelegt und durch wiederholte Theilungen der so entstandenen primären Zellen zu einem mehr oder minder massigen Gewebe umgebildet, welches entweder sehr früh schon, vor Entstehung des vielzelligen Embryokügelchens, oder erst später den Embryosack erfüllt. Bei einer sehr beträchtlichen Anzahl von Familien, welche ganz verschiedenen Gruppen angehören, zeigt aber der Embryosack einerseits auffallende Wachsthumserscheinungen, oft vor der Befruchtung nambafte Verlängerung bis zur dünnen Schlauchform und nach der Befruchtung das Austreiben einzelner oder zahlreicher blinddarmartiger Aussackungen, welche seitlich in das Gewebe des Kerns und der Integumente zerstörend eindringen oder selbst frei aus der Samenknospe hervortreten (Pedicularis, Lathraea, Thesium u. a.); andrerseits wird bei derartigen Pflanzen das Endosperm durch Theilung angelegt; dabei treten nach Hofmeister folgende Verschiedenheiten hervor: »der ganze Innenraum des Embryosackes verhält sich als Anfangszelle des Endosperms bei den Asarineen, Aristolochiaceen, Balanophoreen, Pryolaceen, Monotropeen; die erste Theilung des Sackes erfolgt durch eine ihn in zwei ziemlich gleiche Hälften scheidende Wand, deren jede einen Zellkern einschliesst, und deren jede mindestens noch einmal Tochterzellen bildet. — Dagegen nimmt die Anfangszelle des Endosperms das obere Ende des Embryosackes ein: es erscheint der eben befruchtete Embryosack durch eine Querwand in zwei Hälften geschieden, deren obere durch eine Reihe von Zweitheilungen zum Endosperm sich umwandelt, während in der unteren keine solche Zelltheilung stattfindet bei Viscum, Thesium, Lathraea, Rhinanthus, Mazus, Melambyrum, Globularia; — sie (die Anfangszelle des Endosperms) füllt die Mittelgegend des Embryosackes aus bei Veronica, den Labiaten, Nemophila, Pedicularis, Plantago, Campanula, Loasa; das untere Ende desselben bei Loranthus, Acanthus, Catalpa, Hebenstreitia, Verbena, Vaccinium.« — Bei Nymphaea, Nuphar, Ceratophyllum wird das obere Ende des Embryosackes bald nach der Befruchtung durch eine Querwand von dem übrigen Raum abgeschieden, und nur in jenem oberen, auch die »Keimbläschen« einschliessenden Theile findet die weitere Bildung von Tochterzellen (Endosperm) statt; diese Endospermbildung ist aber von der der oben aufgezählten Pflanzen dadurch verschieden, dass sie in der oberen Theilhälfte des Embryosackes durch freie Zellbildung eingeleitet wird (Hofmeister).

Mit Ausnahme von Cuscuta, deren Endosperm durch freie Zellbildung ent-

1) Hofmeister: Jahrb. f. wiss. Bot. I, p. 185 und Abhandl. d. K. Sächs. Ges. d. Wiss. VI, p. 536.

steht, gehört zu den Pflanzen, deren Endosperm durch Theilung gebildet wird, die weit überwiegende Mehrzahl der echten Parasiten und der Humusbewohner.

Nur schwache Andeutungen von Endospermbildung finden sich bei Tropaeolum und Trapa (nach Hofmeister).

10) Die Embryobildung der Dicotylen wurde schon in der Einleitung zu den Angiospermen bei Fig. 403 nach den neueren Untersuchungen Hanstein's im Wesentlichen erläutert; hier ist nur noch hervorzuheben, dass bei den chlorophyllfreien Schmarotzern und einigen Humusbewohnern die Samenreife eintritt, bevor der Embryo über den Zustand eines äusserlich noch ungegliederten rundlichen Gewebekörperchens hinausgediehen ist (Monotropa, Pyrola, Balanophoren, Rafflesiaceen, Orobanche).

a) Bezüglich der Gewebebildung[1] beschränke ich mich auch hier auf die Darstellung des Verhaltens der Fibrovasalstränge und des Dickenwachsthums (vergl. § 18).

Abgesehen von einigen einfach gebauten Wasserpflanzen, bei denen ein axiler Fibrovasalcylinder den Stamm durchläuft und im Gipfel desselben sich als stammeigener Strang fortbildet, an welchem sich die später entstehenden Stränge der Blätter anlegen (Hippuris, Aldrovandia, Ceratophyllum, z. Th. auch Trapa) ist es die allgemeine Regel, dass zuerst gemeinsame Stränge entstehen, deren aufsteigende Schenkel in kräftigere Laubblätter meist in Mehrzahl eintreten, um im Blattstiel und Mittelnerv derselben meist isolirt neben einander zu verlaufen[2], und in der Lamina die Stränge für die Nervatur abzugeben. — Die in den Stamm hinabsteigenden Schenkel, die Blattspurstränge, laufen meist durch mehrere Internodien abwärts, indem sie sich zwischen die oberen Partieen älterer Blattspuren einschieben und zuweilen (Fig. 465) spalten, bevor sie sich an die letzteren tiefer unten seitlich anlegen und mit ihnen verschmelzen. Zuweilen (z. B. bei Iberis) erfährt dabei jeder Strang im Stamme eine Drehung immer nach derselben Seite hin, so dass die sympodial verschmolzenen Blattspuren verschieden hoher Blätter innerhalb der Stammrinde schraubig gewunden emporsteigen; häufig aber laufen sie parallel mit der Axenlinie des Stammes, bis sie am unteren Ende mit tieferen Strängen anastomosiren. — Die Blattspurstränge biegen nicht tief in das innere Gewebe des Stammes ein, sie wenden

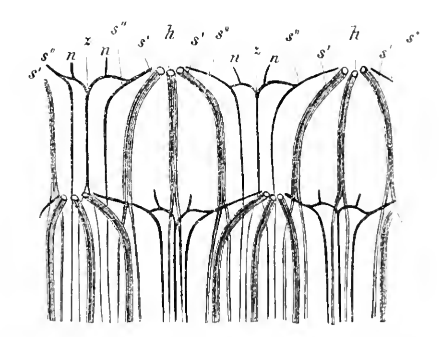



Fig. 465. Sambucus Ebulum: die Blattspurstränge in zwei Internodien; sie liegen in einer Cylinderfläche, die hier auf eine Ebene ausgebreitet ist; jedes Internodium trägt zwei opponirte Blätter, jedes Blatt empfängt aus dem Stamme je einen mittleren Strang *h h* und je zwei starke seitliche Stränge *s' s'*; die absteigenden Stränge spalten sich unten, und ihre Schenkel treten in die Zwischenräume der tieferen Stränge ein. Ausserdem sind dünnere Stränge *s'' s''* vorhanden, die durch horizontale Zweige verbunden sind, aus diesen steigen Stränge *n n* in die Nebenblätter auf. (Nach Hanstein).

1) Vergl. Hanstein: Jahrb. f. wiss. Bot. I, p. 233 ff. und die gürtelförmigen Gefässstrangverbindungen (Abh. d. Berliner Akad. 1857, 1858). — Nägeli: Beiträge zur wiss. Bot. Leipzig. Heft I. 1858; ferner: Dickenwachsthum und Anordnung der Gefässstränge bei den Sapindaceen. München 1864. — Sanio: Bot. Zeitg. 1864, p. 193 ff. und 1865, p. 165 ff. — Eichler: Denkschrift d. K. bayer. bot. Ges. Bd. V, Heft I, p. 20 (Regensburg 1864).

2) Wenn in einen Blattstiel mehrere Stränge eintreten, so bleiben sie für gewöhnlich durch Grundgewebe weit getrennt; zuweilen aber, wie bei Ficus carica ordnen sich die Stränge im Querschnitt des Blattstiels in einen Kreis und bilden einen geschlossenen Hohlcylinder, der das Grundgewebe des Blattstiels in Mark und Rinde scheidet; im Mark des Blattstiels verlaufen bei der Feige sogar noch vereinzelte Bündel, wie in manchen Dicotylenstämmen.

sich nach abwärts und verlaufen unter sich parallel und von der Stammoberfläche überall gleich weit entfernt, so dass sie in einer mit dieser letzteren concentrischen Schicht liegen, die im Querschnitt als ein Ring erscheint, durch welchen das Grundgewebe in Mark und primäre Rinde geschieden wird; die zwischen den Strängen liegenden Partien des Grundgewebes erscheinen im Querschnitt als radiale Verbindungen beider, als sogen. Markverbindungen oder primäre Markstrahlen. Findet ein nachträgliches Dickenwachsthum nicht statt, so hat es bei diesem Verhalten sein Bewenden; gewöhnlich aber, auch bei einjährigen (Ricinus, Brassica u. a.) und immer bei mehrjährigen verholzenden Stämmen und Zweigen, beginnt nach der Streckung der Internodien das nachträgliche Dickenwachsthum; zwischen dem nach aussen liegenden Phloëm und dem der Stammaxe zugekehrten Xylem der Blattspurstränge bildet sich je eine Cambiumschicht; die in einem Ring neben einander liegenden Cambiumlagen der anfangs noch durch die Markverbindungen getrennten Stränge vereinigen sich zu einem geschlossenen Cambiumring (Cambiummantel), indem durch Theilungen der zwischenliegenden Zellen der Markverbindungen Interfascicularcambium entsteht, welches die Zwischenräume zwischen den einzelnen Lagen des Fascicularcambiums überbrückt (vergl. Fig. 93, p. 113). Der so entstandene Cambiumring erzeugt nach aussen hin Phloëm-, nach innen hin Xylemschichten, indem er selbst beständig an Umfang zunimmt; alles vom Cambiumring auf der Rindenseite gebildete Gewebe kann nun als secundäre Rinde, alles nach innen hin gebildete Xylem als secundäres Holz bezeichnet werden, im Gegensatz zu der primären (nur aus Grundgewebe bestehenden) Rinde und andrerseits zu dem primären Holz, welches aus den isolirten Xylembündeln der Blattspurstränge besteht, die schon vor der Entstehung des Cambiumringes vorhanden waren; während das aus dem letzteren hervorgegangene Holz einen Hohlcylinder darstellt, springen jene primären Xylembündel auf seiner Innenseite in das Mark hinein als Leisten vor und ertheilen diesem auf dem Querschnitt oft die Form eines Sternes; die Gesammtheit dieser primären Xylembündel wird als Markkrone oder Markscheide zusammengefasst, und man darf in demselben Sinne mit Nägeli auch von einer Rindenkrone oder Rindenscheide reden, mit welchem Ausdruck die Gesammtform der primären Bastbündel an der Grenze von primärer und secundärer Rinde zu verstehen ist. Markkrone und Rindenkrone haben als die schon vor der Entstehung des Cambiumringes vorhandenen fibrovasalen Gewebemassen das Längenwachsthum der Internodien mitgemacht und bestehen daher aus meist sehr langen Elementargebilden; die Markkrone aus sehr langgliedrigen Ring-, Spiral- und Netzgefässen untermischt mit langen Holzfasern, die Rindenkrone enthält in ihren durch die Umfangszunahme des Stammes weiter aus einander gerückten primären Phloëmbündeln lange Bastfasern, oft stark verdickt, aber geschmeidig und lang; mit diesen oder ohne sie lange Cambiformzellen und langgliedrige Bastgefässe (Gitter- und Siebröhren). Die aus dem Cambium entstandenen Elemente der secundären Rinde wie des secundären Holzes sind kürzer; dem letzteren fehlen die Ring- und Spiralgefässe, die fortan durch kurzgliedrige, weitere gehöftgetüpfelte Gefässe ersetzt sind, umgeben von Holzfasern, untermischt mit Holzparenchym (vergl. p. 118). Die secundäre Rinde bildet entweder wiederholt Schichten von dickwandigen Bastfasern neben dünnwändigen, z. Th. parenchymatischen Phloëmmassen, oder nur diese letzteren, oder die mannigfaltigsten Gemenge beider; durch Periderm- und Borkebildung wird schliesslich gewöhnlich die primäre Rinde sammt der Epidermis beseitigt, doch können diese zuweilen auch einem beträchtlichen Dickenwachsthum durch Umfangszunahme verbunden mit radialen Längstheilungen folgen (Viscum, Helianthus annuus u. a.). — Die durch die Thätigkeit des Cambiumringes entstandenen Holz- und Phloëmmassen zeigen sich durch secundäre Markstrahlen in radialer Richtung longitudinal zerklüftet; sie bestehen aus horizontal liegenden Zellen, welche im Holz nicht immer verholzt, in der secundären Rinde meist weich und parenchymatisch sind, dort Xylemstrahlen, hier Phloëmstrahlen heissen und immer zur Aufnahme assimilirter Stoffe geeignet sind; in dem Grade als der Cambiumring an Umfang zunimmt, mehrt sich ihre Zahl, die späteren Holzlagen sind von immer zahlreicheren Strahlen durchklüftet; eine oder mehrere Zellschichten dick, stellen sie dünne, oben und unten

ausgekeilte Platten dar, die auf dem Längsschnitt als radiale bandartige Gebilde (Spiegelfasern) erscheinen: auf dem Tangentialschnitt sieht man die longitudinal verlaufenden Fibrovasalmassen ihnen ausweichen, ein Netzwerk langgezogener Maschen bilden (besonders schön z. B. an ausgefaulten Kohlstämmen u. a.; die Strahlen wachsen gleich den Fibrovasalmassen durch den Cambiumring nach aussen und innen, und indem dieser an Umfang zunimmt, erzeugt er zwischen den schon vorhandenen neue.

Wenn das Dickenwachsthum des Stammes periodisch erlischt und wieder mit der neuen Vegetationsperiode neu auflebt, wie bei unseren Holzpflanzen, so wird in jeder Vegetationsperiode eine Holzschicht (meist auch eine secundäre Rindenschicht) gebildet, die sich von der des vorigen und des folgenden Jahres scharf abgrenzt und Jahresring des Holzes genannt wird. Gewöhnlich sind die Jahresringe mit blossem Auge sehr deutlich zu erkennen, weil die im Beginn jeder Vegetationsperiode gebildete Holzmasse ein anderes Aussehen hat (lockerer, bei Laubhölzern meist gefässreicher ist) als die im Herbst gebildete (dichtere). Das Frühjahrsholz besteht aus weiteren Zellen als das Herbstholz, besonders ist der radiale Durchmesser der im Frühjahr gebildeten Zellen grösser als derer des Herbstes; die letzteren erscheinen von innen nach aussen zusammengedrückt und tangential breit; ihre Lumina sind kleiner, ihre Wandungsmasse also bei gleichem Querschnitt mehr vorwiegend, ein gegebenes Volumen von Herbstholz also dichter als ein gleiches Volumen Frühjahrsholz [1]. Während durch diese Art des Dickenwachsthums die Dicotylen von den Monocotylen weit abweichen, stimmen sie dagegen eben hierin mit den Gymnospermen fast genau überein. nur dass diesen im secundären Holz die kleinporigen, kurzgliedrigen weiten Gefässe fehlen, in welcher Hinsicht jedoch Ephedra den Uebergang zu den Dicotylen vermittelt (Mohl); auch zeigt sich eine gewisse Bevorzugung der Organisation der Dicotylen in der grösseren Mannigfaltigkeit der Zellform, aus denen Xylem und Phloem sich zusammensetzen.

Von diesem normalen Verhalten weichen nun zunächst die Sapindaceen in sehr auffallender Weise ab. Manche unter ihnen sind normal gebaut, bei anderen aber zeigt der Querschnitt des Stammes ausserhalb des gewöhnlichen Holzringes noch mehrere in der secundären Rinde liegende, kleinere in sich geschlossene Holzringe von verschiedenem Umriss; jeder der letzteren wächst gleich jenem durch eine ihn umgebende Cambiumschicht in die Dicke fort. Nägeli nimmt an, die erste Ursache dieses Verhaltens liege darin, dass die primären Fibrovasalstränge des Stammes auf dem Querschnitt nicht in einem Kreise liegen, sondern gruppenweise mehr nach aussen oder innen. Wenn nun die Cambiumüberbrückungen im Grundgewebe sich bilden, so werden die isolirten Stränge, je nach ihrer Gruppirung auf dem Querschnitt, zu einem (Paullinia) oder mehreren (Serjana) geschlossenen Ringen verbunden.

Eine grössere Zahl von verschiedenen Abweichungen des normalen Stammbaumes wird aber bei verschiedenen Familien dadurch herbeigeführt, dass ausser den Blattspursträngen im Stamm noch andere stammeigene Stränge von späterem Ursprung auftreten, und zwar entweder innerhalb des primären Markes oder ausserhalb des Ringes, in welchem die Blattspurstränge liegen. Die genauere Kenntniss dieser Fälle verdankt man z. Th. Nägeli, ganz besonders aber den sehr ausführlichen Arbeiten Sanio's, auf welche ich vorzugsweise neben

1) »Die Ursache dieser Verschiedenheit ist bisher nicht bekannt, ich vermuthe jedoch, dass sie einfach auf dem veränderlichen Druck beruht, den das Cambium und Holz von der umgebenden Rinde erfährt; dieser Druck ist im Frühjahr geringer und steigert sich bis zum Herbst immer mehr; ich habe dafür keine directen Messungen, schliesse es aber daraus, dass die Längsrisse der Borke im Februar und März sich erweitern, wie man deutlich an Quercus, Acer, Populus, Juglans u. a. sieht; worauf dieses beruht, will ich hier nicht erörtern, aber jedenfalls wird die Borke, deren Längsrisse im Winter sich erweitert haben, im Frühjahr einen geringeren Druck auf das Cambium üben, die Holzzellen können sich also radial leichter ausdehnen; durch die Verdickung des Holzringes einerseits, durch die Austrocknung der Borke im Sommer andererseits, muss der Druck, den sie auf das Cambium übt, immerfort steigen und das radiale Wachsthum der jungen Herbstholzzellen beeinträchtigen. Weitere Untersuchungen, die ich mir vorbehalte, werden zeigen, ob meine Theorie richtig ist«. — Diese, bereits in der 1. Aufl. ausgesprochene Vermuthung hat in jüngster Zeit durch Untersuchungen von Hugo de Vries volle Bestätigung gefunden; vergl. Flora 1872, Nr. 16 u. unser III. Buch § 15.

eigenen Beobachtungen, die hier folgenden kurzen Andeutungen stütze, ohne auf weitläufige Einzelheiten eingehen zu können; besonders muss ich es mir versagen, das Verhalten des Sanio'schen Verdickungsringes oder Nägeli'schen Meristemringes, in welchem die Bündel entstehen, genauer darzulegen, da dies ohne grosse Weitläufigkeiten nicht angeht.

Die hierher gehörigen Vorkommnisse lassen sich in zwei Gruppen eintheilen [1]), je nachdem die secundären, stammeigenen Stränge innerhalb des Kreises der Blattspurstränge oder ausserhalb desselben entstehen; Sanio nennt jenes die endogene, dieses die exogene Bildung.

Erste Gruppe: die stammeigenen secundaren Stränge bilden sich ausserhalb der Blattspurstränge (exogen).

a. Die Blattspuren liegen nahe der Stammaxe und bleiben mehr oder weniger isolirt, während die stammeigenen secundären Stränge einem geschlossenen, nach aussen fortwachsenden Cambiumringe (ursprünglich einem Verdickungsringe in Sanio's Sinne) angehören: so bei Mirabilis, Amaranthus, Atriplex, Phytolacca.

b. Die Blattspuren liegen auf dem Querschnitt in einem Ring und wachsen durch einen geschlossenen Cambiumring fort, der aber bald erlischt; es tritt dann ausserhalb des erloschenen Cambiumringes ein neuer auf, nach dessen Erlöschen abermals weiter aussen ein neuer Cambiumring sich constituirt; es entstehen somit mehrere, nach und nach an Zahl zunehmende Kreise von Fibrovasalsträngen; bei vielen Menispermeen (z. B. Cocculus) bildet sich der neue äussere Gefässbündelkreis sammt seinem Cambiumringe in einem Meristemringe, der in der primären Rinde, also ausserhalb des primären Bastes liegt, ein Vorgang, der sich in der immer fortwachsenden primären Rinde wiederholt (Nägeli); bei Phytolacca dagegen und (nach Eichler) auch bei den Dilleniaceen, Bauhinien, Polygaleen (Securidaca, Comesperma), Cissus und Phytocrene entstehen die successiven Bündelkreise in der secundären Rinde (Epenrinde Nägeli's). Phytolacca schliesst sich ausserdem noch an die unter a. genannten Fälle dadurch an, dass die ersten Bündel (nach Nägeli l. c. 44, also doch wohl die Blattspuren) im Mark isolirt liegen, und dass schon der erste geschlossene, sie umgebende Ring ein secundäres Erzeugniss des Dickenwachsthums ist.

Zweite Gruppe: Die secundären stammeigenen Stränge entstehen frühzeitig nach den Blattspursträngen weiter einwärts von diesen, näher der Stammaxe (endogen).

a. Sowohl die Blattspuren, wie die secundären endogenen Stränge bleiben isolirt, sie werden nicht durch einen geschlossenen Cambiumring verbunden, anastomosiren aber mit einander, so bei Cucurbita, Nymphaeaceen, Papaver (?), der Querschnitt des Stammes ähnelt mehr oder weniger dem eines monocotylen, besonders bei Nymphaeaceen.

b. Die Blattspurstränge (also die primären Bündel) liegen auf dem Querschnitt in einem Ring und sind durch einen Cambiumring verbunden, die secundären, stammeigenen Stränge entstehen frühzeitig schon im Mark und bleiben isolirt, auf dem Querschnitt zerstreut, in den Stammknoten anastomosiren sie unter sich und mit den Blattspursträngen: Piperaceen, Begoniaceen, Aralia (Sanio).

Die Zellformen des Phloems und Xylems der Dicotylen wurden schon p. 118 ff. im Allgemeinen charakterisirt. Hier sei nur zweier eigenthümlichen Vorkommnisse gedacht: bei den Cucurbitaceen, manchen Solaneen, Nerium (in gewissem Sinne auch bei Tecoma radicans) u. a. findet sich nicht nur auf der Aussenseite, sondern auch auf der Innenseite der Fibrovasalstränge ein Phloëmtheil, der besonders bei den Cucurbitaceen stark entwickelt ist. — Die markständigen, isolirten, von dem Holzring umschlossenen Stränge zeigen zuweilen eine abweichende Anordnung ihres Phloëm- und Xylemtheils; so zeigt Aralia racemosa nach Sanio innerhalb des äusseren, durch einen Cambiumring sich fortbildenden Kreises einen inneren (endogenen) Kreis von geschlossenen Fibrovasalsträngen, deren Xylem der Peripherie, deren Phloëm der Axe des Stammes zugekehrt ist. Die isolirten Stränge im Mark von Phytolacca dioica dagegen bestehen nach Nägeli auf dem Querschnitt aus einem Hohlcylinder von Holz, der das Phloëm allseitig umgiebt und selbst von Xylemstrahlen durchbrochen ist. Auch die markständigen isolirten Stränge in der Inflorescenzspindel von Ricinus communis

1) Vergl. p. 138 im ersten Buch.

bestehen aus einem dünnen axilen Strang von Phloëm (?), welcher von einer Scheide strahlig angeordneter Zellen (Xylem?) umgeben wird.

Eine Collenchymschicht unter der Epidermis der Internodien und Blattstiele ist bei den Dicotylen sehr verbreitet.

b) Die systematische Gruppirung der Dicotylen ist gegenwärtig so weit befriedigend durchgeführt, dass die als Familien[1]) bezeichneten kleineren Gruppen, die meist sehr nahe verwandte Gattungen umfassen, in grössere Gruppen oder Ordnungen vereinigt sind, so dass nur wenige Familien noch vereinzelt dastehen. Auch die Mehrzahl der Ordnungen lässt sich wieder in umfassendere Gruppen zusammenstellen, die offenbar durch wirkliche Verwandtschaft zusammengehalten werden; wie viele solcher Verwandtschaftskreise aufzustellen sind, welches die Hauptgliederung der ganzen Klasse nach den Anforderungen der wissenschaftlichen Systematik sei, darüber ist aber bis jetzt eine Einigung nicht erzielt: Die von De Candolle und Endlicher[2]) angenommene Gruppirung aller Dicotylen in drei Abtheilungen: Apetalae, Gamopetalae und Eleutheropetalae ist jetzt ziemlich allgemein aufgegeben, wenn auch in Rücksicht auf practische Zwecke noch vielfach in Gebrauch; A. Braun[3]) hat den grössten Theil der früheren Apetalen den Eleutheropetalen eingereiht, und J. Hanstein[4]) auch noch den Rest unter diese vertheilt, so dass die ganze Klasse nur noch zwei Unterklassen: Gamopetalae und Eleutheropetalae enthält. Durch diese Theilung wird jedoch der Frage, ob eine dicotyle Pflanze eine gamopetale oder eleutheropetale Corolle besitzt, eine allzugrosse Bedeutung eingeräumt, wenn man bedenkt, dass andererseits innerhalb der Abtheilung der Eleutheropetalen selbst Blüthenbildungen vorkommen, die nicht nur in dieser Hinsicht, sondern auch in jeder anderen Beziehung weit von einander abweichen, während gleichzeitig zwischen einzelnen Abtheilungen der Eleutheropetalen und den Gamopetalen die intimsten Verwandtschaftsverhältnisse obwalten. Ich halte es daher für zweckmässig, bei der Feststellung der grössten Abtheilungen unserer Klasse andere Eintheilungsgründe geltend zu machen, und das von der Verwachsung oder Nichtverwachsung der Petala hergenommene Argument für die Unterabtheilung der grössten, mit zwei Hüllkreisen versehenen Gruppe zu verwenden. Bei der hier folgenden Eintheilung erscheint die Klasse ohne Weiteres in fünf systematisch oder morphologisch gleichberechtigte Abtheilungen gespalten, die man sich nicht sowohl in einer Reihe hinter einander, als vielmehr in Form mehrerer neben einander hinlaufender Reihen zu denken hätte. Diese Eintheilung hat, wie ich glaube, auch einen practischen Vorzug, indem die ausserordentlich grosse Zahl der Familien und Ordnungen von dem Gedächtniss und der Phantasie leichter bewältigt wird, wenn sie sofort in mehreren umfassenden gleichberechtigten Gruppen auftreten.

## Dicotyledonen.

I. Julifloren:
- A) Piperinen,
- B) Urticinen,
- C) Amentaceen.

II. Monochlamydeen:
- A) Serpentarien,
- B) Rhizantheen,

III. Aphanocyclische:
- A) Hydropeltidinen,

---

1) Für das Studium der Familiendiagnose ist sehr zu empfehlen: Traité général de Botanique descriptive et analytique par Maout et Decaisne (Paris 1868, mit sehr vielen Abbildgn.).

2) Endlicher: Genera plantarum secundum ordines nat. disposita. Vindobonae 1836—1840, und Enchiridion botanicum. Lipsiae—Viennae 1841.

3) A. Braun: Uebersicht des nat. Systems in der Flora der Provinz Brandenburg von Ascherson (1864).

4) Hanstein: Uebersicht des nat. Pflanzensystems. Bonn 1867, der ich in der ersten Aufl. dieses Buches mit geringen Abweichungen gefolgt bin. — Vergl. auch Griesebach: Grundriss der system. Botanik.

B) Polycarpen,
C) Crucifloren.
IV. Tetracyclische:
α) Gamopetalen:
A) Anisocarpe,
B) Isocarpe.
β) Eleutheropetalen:
C) Eucyclische,
D) Centrospermen,
E) Discophoren.
V. Perigynische:
A) Calycifloren,
B) Corollifloren.

Die mit grossen Buchstaben versehenen Abtheilungen entsprechen z. Th. einzelnen Ordnungen, z. Th. auch ganzen Reihen von Ordnungen der oben genannten Systeme.

## I. Julifloren.

Sehr kleine oder unscheinbare Blüthen in dichten Inflorescenzen, Aehren, Köpfchen, seltener Rispen, oft von sehr eigenthümlicher Form zusammengedrängt. Die Blüthen nackt oder mit einfacher, kelchähnlicher Hülle, meist diclinisch, die männlichen und weiblichen oft verschieden. — Die Blätter einfach.

A) Piperineen: Blüthen sehr klein, in dichten Aehren, von Deckblättern gestützt, ohne Perigon; der kleine Embryo liegt von Endosperm umgeben in einer Vertiefung des reichlichen Perisperms. — Kräuter und Sträucher, oft mit verticillirten Blättern.

Familien: 1) Piperaceen,
2) Saurureen,
3) Chlorantheen.

B) Urticinen: Mit kelchartigem, einfachem, 3—5theiligem, zuweilen fehlendem Perigon; Staubblätter den Perigontheilen superponirt; Blüthen zwitterig oder diclinisch und dann männliche und weibliche verschieden (3), meist in dicht gedrängten Blüthenständen, diese ährig, doldig, Köpfchen (2), zuweilen rispig (3), nicht selten zu eigenthümlichen Scheinfrüchten sich entwickelnd (Morus, Ficus, Dorstenia, Artocarpus), Frucht meist ein-, selten zweifächerig, Fächer mit einer, selten zwei Samenknospen. Meist mit Endosperm. — Kräftige Stauden oder Bäume, Blätter gestielt, meist mit Nebenblättern.

Familien: 1) Urticaceen,
Urticeen,
Moreen,
Artocarpeen.
2) Plataneen,
3) Cannabineen,
4) Ulmaceen (incl. Celtideen).

C) Amentaceen: Blüthen diclinisch; epigynisch; in zusammengezogenen Rispen (Scheinähren), die weibliche wenigblüthige Inflorescenz bei 2) mit einer Cupula umgeben (2). Frucht eine einsamige, trockene Schliessfrucht, ohne Endosperm — Bäume, mit abfallenden Nebenblättern.

Familien: 1) Betulaceen,
2) Cupuliferen.

## II. Monochlamydeen.

Die ansehnlichen, grossen oder sehr grossen Blüthen bestehen aus einem einfachen mehr oder minder corollinischen, meist gamophyllen Perigon, einem oder mehr Staminalkreisen und einem polymeren Fruchtknoten, der aus ebenso viel oder doppelt so vielen Theilen besteht als das Perigon. Die Gliederzahl der Kreise richtet sich nach den Grundzahlen zwei, drei, vier, fünf und nimmt im Allgemeinen nach innen zu. Der meist unter-

ständige Fruchtknoten trägt eine kurze dicke Griffelsäule, mit welcher in zwittrigen Blüthen die Staubgefässe meist ganz oder theilweise verwachsen sind; oft sind die Blüthen diclinisch. Samen zahlreich.

A) Serpentarien: Kriechende oder schlingende dünnstengelige Pflanzen mit grossen, einfachen Laubblättern; Blüthenkreise zwei- und viergliedrig (1) oder drei- und sechsgliedrig, Perigontheile frei (1) oder zu einer Röhre verwachsen: Fruchtknoten vier oder sechsfächerig; Embryo klein, aber gegliedert.

Familien: 1) Nepentheen,
2) Aristolochieen,
3) Asarineen.

B) Rhizantheen: Chlorophyllfreie Wurzelschmarotzer ohne Laubblätter, mit meist deformirtem Vegetationskörper und vereinzelten sehr grossen Blüthen oder kleinen Blüthen in dichtem Stand (1); Kreise zwei- bis achtgliedrig (1), dreigliederig (3) oder fünf- und zehngliedrig (3): Fruchtknoten einfächerig oder achtfächerig (1) mit sehr eigenthümlicher Placenten- und Antherenbildung; sehr viele kleine Samen mit rudimentärem Embryo.

Familien: 1) Cytineen,
2) Hydnoreen,
3) Rafflesiaceen.

## III. Aphanocyclische.

Spiralig gebaute, hemicyclische oder cyclische Blüthen, mit meist freien, unter sich nicht oder nur im Gynaeceum verwachsenen Blattgebilden, die der Hülle meist deutlich in Kelch und Corolle gesondert; die Zahlenverhältnisse in den vier Blattformationen der Blüthe sehr variabel, meist mehr Staubblätter als Hüllblätter, Carpelle gewöhnlich (einen), mehrere oder sehr viele monocarpe Fruchtknoten bildend, bei C ein zwei- oder viertheiliger oberständiger Fruchtknoten. Samenknospen in den drei Abtheilungen hin und wieder aus der Innenfläche der Carpelle entspringend.

A) Hydropeltidinen: Wasserpflanze mit seitlichen, vereinzelten, meist grossen Blüthen, deren Hüllblätter und Stamina in variabler Zahl spiralig geordnet sind; mehrere monomere (1, 2), oder ein polymerer, vielfächeriger Fruchtknoten; Embryo klein, von spärlichem Endosperm umgeben in einer Vertiefung des Perisperms.

Familien: 1) Nelumbieen,
2) Cabombeen,
3) Nymphaeaceen.

B) Polycarpen: Spiralig oder cyclisch geordnete Blüthentheile, bei cyclischen Blüthen meist zwei- oder dreigliedrige Kreise, von denen auf jede Formation meist mehr als einer verwendet wird; selten tetracyclisch pentamer (2); Gynaeceum aus einem, mehreren oder vielen monomeren Fruchtknoten gebildet: diese ein- bis vielsamig; Embryo klein, Endosperm keines (8), reichlich oder sehr gross (9).

Familien: 1) Ranunculaceen,
2) Dilleniaceen,
3) Schizandreen,
4) Annonaceen,
5) Magnoliaceen,
6) Berberideen,
7) Menispermeen,
8) Laurineen,
9) Myristiceen.

C) Crucifloren: Hüllkreise zweigliederig, bei 3), 4) eine viergliedrige, diagonal gestellte Corolle; zwei oder mehr Staubblattkreise, diese selbst zweigliedrig oder durch zwei theilbar; ein zwei-, vier- oder mehrtheiliger Fruchtknoten. Same mit (1, 2) oder ohne Endosperm.

Familien: 1) Papaveraceen,
2) Fumariaceen.
3) Cruciferen,
4) Capparideen.

## IV. Tetracyclische.

Bluthentheile immer streng cyclisch geordnet; typisch sind vier Kreise vorhanden, wovon je einer auf Kelch, Corolle, Androeceum und Gynaeceum kommt; die Kreise sind typisch fünf-, selten viergliedrig (sehr selten zwei- oder achtgliederig); jeder Kreis kann ganz fehlen, oder einzelne Glieder abortiren: meist trifft dies die Stamina oder Carpelle. — Vermehrung der Stamina findet meist durch Interponirung eines vollzähligen oder unvollständigen Kreises zwischen die Glieder des typischen oder etwas auswärts von diesen statt, oder durch Verdoppelung der Glieder, oder durch Verzweigung der primordialen Staubblätter; Vermehrung der Staminalkreise selbst ist selten. Gewöhnlich alterniren die Kreise sämmtlich, doch sind nicht selten die Stamina den Corollentheilen superponirt. — In allen Abtheilungen herrscht Neigung zur Verminderung der Carpellzahl unter die der Hüllkreise, sehr häufig sind nur zwei, ein vorderes und ein hinteres, vorhanden. — Fast immer ein polymerer Fruchtknoten, unter- oder oberständig, einfächerig oder vielfächerig.

α) Gamopetalen (Sympetalen).

Die Blumenblätter am Grunde zu einer Röhre verwachsen; die Corolle fehlt niemals.

A) Anisocarpe Gamopetalen: Niemals Vermehrung der typischen Gliederzahl oder Kreiszahl: zuweilen abortirt der Kelch oder einzelne Staubgefässe und gewöhnlich sind nur zwei Carpelle (ein hinteres und vorderes) oder drei vorhanden und zu einem Fruchtknoten verbunden[1]).

a) Hypogyne. Ordnung 1. Tubifloren.
Familien: 1) Convolvulaceen incl. Cuscuteen,
2) Polemoniaceen,
3) Hydrophylleen,
4) Borragineen,
5) Solaneen,

Ordnung 2. Labiatifloren.
Familien: 1) Scrophularieen,
2) Bignonieen,
3) Acanthaceen,
4) Gesneraceen,
5) Orobanchen,
6) Ramondieen,
7) Selagineen,
8) Globularieen,
9) Plantagineen,
10) Verbenaceen,
11) Labiaten.

Ordnung 3. Diandrae.
Familien: 1) Oleaceen.
2) Jasmineen.

Ordnung 4. Contorten.
Familien: 1) Genetianeen,
2) Loganiaceen,
3) Strychnaceen,
4) Apocyneen,
5) Asclepiadeen.

1) Die Ordnungen vorwiegend nach Braun und Hanstein.

b) Epigyne. Ordnung 5. Aggregaten.

Familien: 1) Rubiaceen,
2) Caprifoliaceen,
3) Valerianeen,
4) Dipsaceen.

Ordnung 6. Synandrae.

Familien: 1) Cucurbitaceen,
2) Campanulaceen,
3) Lobeliaceen,
4) Goodeniaceen,
5) Stylidieen,
6) Calycereen,
7) Compositen.

B) Isocarpe Gamopetalen: Mit Ausnahme von Od. 1. F. 1, wo nur zwei mediane Carpelle vorhanden sind, giebt es ebensoviel Carpelle, wie Kelch- und Corollentheile (meist fünf, selten vier), die zu einem meist oberständigen Fruchtknoten verwachsen. Verminderung der Staubgefässzahl findet (mit Ausnahme von Od. 1. F. 1) nicht statt, bei Od. 2 u. 3 wird dagegen gewöhnlich ein vollzähliger Staminalkreis interponirt, bei Od. 1 sind die Stamina der Corolle superponirt, und mehre Samen an einer emporragenden Axenplacenta im einfächerigen Fruchtknoten vorhanden, der bei Ord. 2 u. 3 vielfächerig und vielsamig ist.

Ordnung 1. Primulinen.

Familien: 1) Lentibularien,
2) Plumbagineen,
3) Primulaceen,
4) Myrsineen.

Ordnung 2. Diospyrinen.

Familien: 1) Sapotaceen,
2) Ebenaceen (incl. Styraceen).

Ordnung 3. Bicornes.

Familien: 1) Epacrideen,
2) Pyrolaceen,
3) Monotropeen,
4) Rhodoraceen,
5) Ericaceen,
6) Vaccinieen.

β) Eleutheropetalen (Dialypetalen).
Die Glieder der Corolle frei, zuweilen fehlschlagend.

C) Eucyclische Eleutheropetalen. Corolle fast immer vorhanden; Stamina sehr häufig durch Interponirung eines vollzähligen oder selbst verdoppelten Kreises (Od. 6, 7) zwei- bis dreimal so viel als Blumenblätter, oder durch Einschiebung eines unvollständigen Kreises anderszählig, als die Corolle (Od. 5); zuweilen Superponirung des isostemonen Androeceums (Od. 4) oder Verzweigung der primordialen Staubblätter (besonders Od. 2, 3, 8). Zahl der Carpelle oft gleich der der Kelch- und Blumenblätter (Od, 7, 8), häufig geringer (zwei, drei, vier). Fruchtknoten einfächerig, mit wandständigen Placenten bei Od. 1, sonst mehrfächerig. Samen meist ohne Endosperm.

Ordnung 1. Parietalen.

Familien: 1) Resedaceen.
2) Violaceen,
3) Frankeniaceen,
4) Loasaceen,
5) Turneraceen.

6) Papayaceen,
7) Passifloreen,
8) Bixaceen,
9) Samydeen,
10) Cistineen.

Ordnung 2. Guttiferen.

Familien: 1) Salicineen,
2) Tamariscineen,
3) Réaumuriaceen,
4) Hypericineen,
5) Clusiaceen,
6) Maregraviaceen,
7) Ternstroemiaceen,
8) Chlaenaceen,
9) Dipterocarpeen.

Ordnung 3. Hesperiden.

Familien: 1) Aurantiaceen,
2) Meliaceen (incl. Cedrelaceen),
3) Humiriaceen,
4) Erythroxyleen.

Ordnung 4. Frangulinen.

Familien: 1) Ampelideen,
2) Rhamneen,
3) Celastrineen,
4) Staphyleaceen,
5) Aquifoliaceen,
6) Hippocrateaceen,
7) Pittosporeen,

Ordnung 5. Aesculinen.

Familien: 1) Malpighiaceen,
2) Sapindaceen:
a) Acerineen,
b) Sapindeen,
c) Hippocastaneen,
3) Tropaeoleen.
4) Polygaleen.

Ordnung 6. Terebinthinen.

Familien: 1) Terebinthaceen:
a) Anacardieen,
b) Burseraceen,
c) Amyrideen.
2) Rutaceen,
a) Ruteen,
b) Diosmeen,
c) Xanthoxyleen,
d) Simarubeen,
3) Ochnaceen.

Ordnung 7. Gruinales.

Familien: 1) Balsamineen,
2) Limnantheen,
3) Lineen.
4) Oxalideen,

5) Geraniaceen,
6) Zygophylleen.

Ordnung 8. Columniferen.
Familien: 1) Sterculiaceen,
2) Büttneriaceen,
3) Tiliaceen,
4) Malvaceen.

Ordnung 9. Tricoccae (vielleicht nicht hierher gehörig).
Familien: 1) Euphorbiaceen:
a) Euphorbieen,
b) Acalypheen,
2) Phyllanthaceen:
a) Phyllantheen,
b) Buxineen.

D) Centrosperme Eleutheropetalen (Caryophyllinen). Die Corolle fehlt gewöhnlich, Stamina weniger oder meist mehr als Kelchtheile, im letzten Falle häufig doppelt so viel (4—6); Fruchtknoten meist oberständig einfächerig, mit einer oder mehr grundständigen, oft campylotropen Samenknospen, seltener mehrfächerig mit centraler Placentation.

Famillen. 1) Nyctagineen,
2) Chenopodiaceen,
3) Amarantaceen,
4) Phytolaccaceen,
5) Portulaccaceen,
6) Caryophylleen:
a) Paronychieen,
b) Sclerantheen,
c) Alsineen,
d) Sileneen.

E) Discophore Eleutheropetalen. Fruchtknoten unterständig (Od. 1) oder halb unterständig oder selbst oberständig und dann bei Od. 2, F. 5 sogar polycarpisch monomer; Carpelle ebensoviel oder weniger als Hüllkreisglieder (oft zwei); bei unterständigem oder halb unterständigem Fruchtknoten bildet sich meist eine Nectarscheibe zwischen den Griffeln und Staubfäden, Stamina in der Zahl der Hüllkreisglieder (Od. 1) oder doppelt so viel oder selbst noch mehr; Kelch bei Od. 1 meist rudimentär. Samen meist mit reichlichem Endosperm. — (Die mit ? bezeichneten Familien sind hier wahrscheinlich am unrechten Ort).

Ordnung 1. Umbellifloren.
Familien: 1) Umbelliferen,
2) Araliaceen,
3) Corneen.

Ordnung 2. Saxifragineen.
Familien: 1) Saxifrageen,
incl. Hydrangeaceen,
Escallonieen,
Cunoniaceen,
2) Grossularieen (?),
3) Philadelpheen (?),
4) Francoaceen (?),
5) Crassulaceen (?).

## V. Perigynen.

Vorherrschende Neigung zur Bildung perigyner Blüthen; ein Ringwall erhebt sich aus der Blüthenaxe, der die Hüllblätter und Staubgefässe trägt und das Gynaeceum als teller-

förmiges, napfartiges oder urnenförmiges Perigynium oder Receptaculum umhüllt, oder den Carpellen äusserlich anwächst (Pomaceen); bei einigen vorläufig hierher gezogenen Familien findet sich ein wirklich unterständiger Fruchtknoten (Od. 3, F. 4—6).

A. Calycose Perigynen (Thymelaeinen): Die einfache meist viertheilige Blüthenhülle ist calycinisch oder corollinisch, das röhrige Perigynium nimmt gewöhnlich dieselbe Beschaffenheit an, und bei den Proteaceen ist es, den vier Hülltheilen und den ihnen superponirten Staubfäden entsprechend, selbst viertheilig (vergl. Fig. 371); Stamina weniger, ebensoviel oder doppelt soviel als Hüllentheile; ein monomerer (selten ein zweifächeriger) Fruchtknoten mit einem oder wenigen Samen, diese mit wenig oder keinem Endosperm.

Familien: 1) Thymelaeaceen,
2) Elaeagneen,
3) Proteaceen.

B. Corolliflore Perigynen: Kelch, Corolle und Androeceum auf einem flachen (Od. 1), oder napfartig oder tief urnenartig ausgehöhlten (Od. 2, z. Th. 3) Perigynium, welches (bei Od. 2) nicht selten dick, saftig wird (Apfel, Hagebutte u. a.); Kelchtheile frei oder verwachsen (Od. 1); Corolle immer dialypetal, die beiden Hüllkreise meist fünf-, zuweilen viergliedrig mit isostemonem oder diplostemonem (Od. 1) oder sehr reichgliedrigem (Od. 2) Androeceum; Stamina bei Od. 3, F. 3 häufig verzweigt; das Gynaeceum besteht aus einem (Od. 1, z. Th. Od. 2) oder mehreren oder sehr vielen monomeren Fruchtknoten, oder es ist (bei Od. 3) ein polymerer und dann zuweilen unterständiger Fruchtknoten vorhanden.

Ordnung 1. Leguminosen.

Familien: 1) Mimoseen,
2) Swartzieen,
3) Caesalpinieen,
4) Papilionaceen.

Ordnung 2. Rosifloren.

Familien: 1) Calycantheen,
2) Pomaceen,
3) Rosaceen,
4) Sanguisorbeen,
5) Dryadeen,
6) Spiraeaceen,
7) Amygdaleen,
8) Chrysobalaneen.

Ordnung 3. Myrtifloren.

Familien: 1) Lythrarieen.
2) Melastomaceen,
3) Myrtaceen,
vielleicht auch { 4) Combretaceen,
5) Oenothereen,
6) Halorrhagideen. }

---

Familien von unbekannter oder sehr zweifelhafter Verwandtschaft.

| | | | |
|---|---|---|---|
| Balanophoren. | Hippurideen. | Polygoneen. | Elatineen. |
| Santalaceen. | Callitricheen. | Begoniaceen. | Casuarineen. |
| Loranthaceen. | Ceratophylleen. | Mesembryanthemeen.<br>Tetragonieen. | Myricaceen. |
| Podostemoneen. | Empetreen. | Cacteen. | Juglandeen. |

# Drittes Buch.

# Physiologie.

## Erstes Kapitel.

## Die Molecularkräfte in der Pflanze.

§ 1. Aggregatzustand organisirter Gebilde[1]. Die Zellhäute, Stärkekörner und protoplasmatischen Gebilde bestehen in ihrem natürlichen Zustande an jedem mikroskopisch sichtbaren Puncte aus einem Gemenge von fester Substanz und Wasser. Je nachdem diese organisirten Gebilde sich in einer wasserentziehenden Umgebung oder im Contact mit wässerigen Lösungen von bestimmter chemischer Beschaffenheit und Temperatur befinden, kann ihnen ein Theil ihres Wassergehaltes entzogen werden oder sie nehmen neue Wassermengen in sich auf. Mit dem wechselnden Wassergehalt ändert sich das Volumen: Wasserverlust bewirkt Verkleinerung (Zusammenziehung), Wasseraufnahme eine entsprechende Vergrösserung (Quellung). Da bei der Wasseraufnahme eine beträchtliche Wärmemenge frei wird (lufttrockene Stärke erwärmt sich mit Wasser von gleicher Temperatur um 2 bis 3 ° C.), so darf man annehmen, dass das eindringende Wasser sich verdichtet[2]. — Innerhalb gewisser Grenzen können diese Schwankungen des Wassergehalts stattfinden, ohne das eine dauernde Veränderung der Molecularstructur bewirkt wird; sinkt aber der Wassergehalt unter ein gewisses Minimum oder übersteigt er unter Mitwirkung höherer Temperatur und chemischer Einflüsse ein gewisses Maximum, so treten bleibende, nicht mehr zu reparirende Veränderungen der inneren Structur ein, die innere Organisation des Körpers wird theilweise oder ganz zerstört.

Diese Thatsachen im Zusammenhang mit vielen anderen Erscheinungen führten zuerst Nägeli zu der Annahme, dass die organisirten Körper aus kleinen, auch bei stärksten Vergrösserungen nicht unterscheidbaren, festen relativ unveränderlichen und isolirten Theilchen, Molekülen bestehen, zwischen welche das Wasser eindringt; jedes Molekül eines durchtränkten (imbibirten) organisirten

---

1) Vergl. Sachs: Handbuch der Experimental-Physiologie p. 398 ff. — Nägeli und Schwendener: »Das Mikroskop« II, p. 402 ff. — Man vergl. auch I. Buche p. 31 u. p. 32. ff. — Cramer: Naturforsch. Gesellsch. in Zürich. 8. Novbr. 1869.

2) Jungk in Pogg. Ann. 1865. Bd. 125, p. 292 ff.

Körpers ist dann mit Wasserschichten umgeben, durch welche die Moleküle von einander vollständig und allseitig getrennt sind. Die Moleküle können verschieden gross gedacht werden und es leuchtet a priori ein, dass bei gleicher Dicke ihrer Wasserhüllen grössere Moleküle eine dichtere, kleinere eine minder dichte Substanz darstellen werden, und man darf daher umgekehrt schliessen, dass die verschieden dichten Schichten und Lamellen organisirter Körper (zumal der Stärke und der Zellhaut) von verschieden grossen Molekülen zusammengesetzt sind, und der Unterschied des Wassergehalts in solchen Fällen führt sodann zu der Annahme, dass die dichteste Substanz aus Molekülen besteht, die mehrere tausend Mal grösser sind, als die der wasserreichen: bei zunehmender Grösse der Moleküle wird übrigens die Dichtigkeit der ganzen Substanz noch durch die grössere Annäherung derselben unter sich gesteigert, so dass grössere Moleküle durch dünnere Wasserschichten von einander getrennt sind. — Die Volumenveränderung der organisirten Körper unter dem Einfluss der Wasserentziehung und Quellung beruht nun nach dieser Vorstellungsweise darauf, dass bei der Quellung die Moleküle von dem zwischen sie eindringenden Wasser weiter aus einander gedrängt werden, wogegen sie bei der Wasserentziehung (Austrocknung) in dem Maasse zusammenrücken, wie das Wasser aus den Zwischenräumen sich entfernt.

Die Kräfte, welche im Innern eines organisirten Körpers sich in Bezug auf diese Vorgänge geltend machen, sind nun zunächst von dreierlei Art: 1) die Cohäsion innerhalb jedes einzelnen (für Wasser undurchdringlichen) Moleküls, welches selbst wieder aus kleineren Molekülen und Atomen besteht; 2) die Anziehung der benachbarten Moleküle unter einander, vermöge deren sie sich gegenseitig zu nähern suchen; und 3) die Anziehung der Moleküloberflächen zu dem imbibirten Wasser, wodurch dem Annäherungsstreben der benachbarten Moleküle entgegengewirkt wird.

Bei den Stärkekörnern, Zellhäuten und z. Th. den Krystalloiden wird das imbibirte Wasser nicht nach allen Richtungen hin gleichartig eingelagert, vielmehr werden die Moleküle nach bestimmten Richtungen hin stärker aus einander gedrängt, wie man aus der Formveränderung des Ganzen, aus der Bildung von Rissen u. s. w. deutlich erkennt. Einer der auffallendsten Effecte der dadurch im Innern hervorgerufenen Spannungen ist die Thatsache, dass bei der Quellung einzelne Dimensionen sich verkleinern können, so z. B. verkürzen sich die Schichten der Bastfasern sehr bedeutend, wenn sie unter dem Einfluss von schwefelsaurem Wasser aufquellen, indem die Windungen der Spiralstreifung niedriger und umfangreicher werden; die quellenden Krystalloide verändern ihre Winkel um viele Grade. Diese Erscheinungen sind nur erklärlich, wenn man annimmt, dass die Molecularkräfte im Innern der organisirten Substanzen nach verschiedenen Richtungen hin verschiedene Intensitäten haben, und dieses wieder ist nur dann begreiflich, wenn man die Form der Moleküle als nicht kugelig annimmt. Eine tiefere Einsicht in diese Verhältnisse gewannen Nägeli und Schwendener durch eine sehr ausführliche Betrachtung der Erscheinungen, welche das polarisirte Licht in den Zellhäuten, Stärkekörnern und Krystalloiden hervorruft [1]. Sie schliessen daraus auf eine krystallinische Structur der einzelnen Moleküle:

---

1) Zu ganz anderen Folgerungen, denen ich nicht beitrete, kommt Hofmeister: Handb. der phys. Bot. I, p. 348.

diese sind doppeltbrechend und zwar optisch zweiaxig und wenigstens der Mehrzahl nach so orientirt, dass die eine Axe der Aetherdichtigkeit innerhalb des einzelnen Moleküls der Stärkekörner und Zellhäute radial, die beiden anderen Aetherdichtigkeitsaxen aber tangential gestellt sind; bei den Krystalloiden liegen die Krystallmoleküle wahrscheinlich ähnlich wie in einem ächten Krystall, aber auch hier getrennt durch isotrope Wasserschichten.

Das Verhalten der Chlorophyllkörper und des farblosen Protoplasma sowohl gegen polarisirtes Licht, wie bei der Quellung und Wasserentziehung ist noch wenig bekannt und eine bestimmtere Vorstellung von der Form ihrer Moleküle daher nicht möglich.

Ihrer chemischen Natur nach sind die festen, durch Wasserhüllen getrennten Moleküle eines und desselben organisirten Körpers immer verschieden, so zwar, dass chemisch verschiedene Moleküle an jedem sichtbaren Punct neben und zwischen einander liegen, getrennt durch die Schichten des Imbibitionswassers. Bei den Stärkekörnern, Zellhäuten und Krystalloiden schliesst man dies aus dem Umstande, dass bei Anwendung gewisser Lösungsmittel bestimmte Stoffe ausgezogen werden, während andere Stoffe in Form eines sogenannten Skeletes zurückbleiben; das letztere ist natürlich minder dicht, und es zeigt sich, dass die Extraction an allen sichtbaren Stellen stattgefunden hat, ohne dass die äussere Form und innere Structur wesentliche Aenderungen erlitten hätte; so bleibt z. B. ein Zellstoffskelet zurück, wenn man aus Holzfasern den Holzstoff mit Salpetersäure und chlorsaurem Kali extrahirt, oder es bleibt ein Kieselskelet mit den optischen Eigenschaften der Zellhaut zurück, wenn man die organische Substanz derselben verbrennt; ebenso hinterlässt das Stärkekorn ein sehr substanzarmes Skelet, wenn die Granulose durch Speichel oder durch andere Mittel extrahirt wird; auch aus den Krystalloiden lässt sich durch Auflösung eines Theils ihrer Substanz, besonders auch des in ihnen enthaltenen Farbstoffs, ein substanzarmes Skelet im angegebenen Sinne darstellen. Die Eigenschaften dieser Skelete zeigen, dass die zurückbleibenden, nicht gelösten Moleküle noch im Wesentlichen dieselbe Lagerung und dieselben Kräfte besitzen wie früher; es ist daher wahrscheinlich, dass die extrahirte Substanz vorher zwischen diesen Molekülen lag, nicht aber in diesen selbst enthalten war. Mehr oder minder wahrscheinlich ist diese Ansicht auch für die Chlorophyllkörper und das Protoplasma; bei jenen bleibt die protoplasmatische Grundsubstanz als (sehr substanzreiches) Skelet zurück, wenn durch Aether, Alkohol, fettes Oel u. s. w. der grüne Farbstoff extrahirt wird; im Protoplasma sind unzweifelhaft sehr verschiedene Substanzen gemengt, und wenn eine nackte Primordialzelle eine Zellhaut ausscheidet, so kann man annehmen, dass die zellhautbildenden Moleküle vorher zwischen denen des Protoplasma lagen und nur ihren Ort und ihre chemische Natur geändert haben, als sie zur Bildung der Zellhaut ausgeschieden wurden; das zurückbleibende Protoplasma behält seine früheren Eigenschaften im Wesentlichen bei: ähnlich ist es, wenn im Protoplasma Stärkekörner oder Chlorophyllkörner entstehen. Im Protoplasma ist offenbar eine Grundsubstanz vorhanden, welche die wesentlichen Eigenschaften des Protoplasma immer beibehält, zwischen deren Moleküle aber verschiedene andere Stoffe eindringen, um später wieder auszutreten, was besonders bei der Bildung der Zygosporen und Schwärmsporen sich geltend macht.

Die Ernährung und das Wachsthum der organisirten Gebilde findet, wie

schon im ersten Buch gezeigt wurde, durch Intussusception statt, die ernährende Lösung dringt zwischen die bereits vorhandenen Moleküle ein und bewirkt dort entweder eine Vergrösserung der einzelnen Moleküle (durch Apposition), oder es werden in den wassererfüllten Räumen neue kleine Moleküle erzeugt, die sich dann durch Niederschlag an ihrer Oberfläche vergrössern, oder es findet an verschiedenen Stellen im Innern Beides statt; die Umfangszunahme des ganzen Körpers (Zellhaut, Stärkekorn u. s. w.) wird also dadurch bewirkt, dass die Moleküle von innen her aus einander gedrängt werden. Mit dem Wachsthum der vorhandenen und der Bildung neuer Moleküle hängt eine beständige Störung des endosmotischen Gleichgewichts zwischen der inneren und umspülenden Flüssigkeit (Zellsaft im weitesten Sinne p. 65) zusammen, die dahin wirkt, immer neue gelöste Partikeln aus der Umgebung in das innere des wachsenden Körpers einzuführen.

Mit diesen Vorgängen des Wachsthums sind auch immer chemische Processe im Innern des wachsenden Gebildes verbunden: die ernährende, von aussen eindringende Flüssigkeit enthält zwar das Material zur Bildung der Moleküle von bestimmter chemischer Natur, aber dieses Material ist chemisch verschieden von den Molekülen, die es erzeugt: so ernähren sich die Stärkekörner aus einer Flüssigkeit, die offenbar keine gelöste Stärke enthält, ebenso wächst die Zellhaut durch Aufnahme von Stoffen aus dem Protoplasma, die nicht gelöster Zellstoff sind; der Chlorophyllfarbstoff entsteht im Innern des Chlorophyllkörpers, und die Stoffe, aus denen das Protoplasma sich durch Intussusception ernährt, werden offenbar erst im Innern des Protoplasma zubereitet, wie besonders die nackten Plasmodien und die einzelligen Algen und Pilze zeigen. — Das Wachsthum durch Intussusception ist also nicht nur mit einer beständigen Störung des molecularen Gleichgewichts, sondern auch mit chemischen Processen im Innern des wachsenden Gebildes verbunden. Zwischen den Molekülen des organisirten Körpers treffen chemische Verbindungen der verschiedensten Art zusammen und wirken zersetzend auf einander ein. Es ist gewiss, dass alles Wachsthum nur so lange stattfindet, als die wachsenden Zellentheile von atmosphärischer Luft durchtränkt sind, der Sauerstoff der letzteren wirkt oxydirend auf die Verbindungen innerhalb der organisirten Gebilde ein, es wird bei jedem Wachsthum Kohlensäure gebildet und ausgeschieden; auch hierdurch wird das Gleichgewicht der chemischen Kräfte beständig gestört, es wird nothwendig Wärme erzeugt, aber auch elektrische Wirkungen mögen sich dabei geltend machen. Die Bewegungen der Atome und Moleküle innerhalb eines wachsenden organisirten Körpers repräsentiren eine bestimmte Arbeitsgrösse, zu welcher die Kräfte durch chemische Veränderungen frei gemacht werden. Gerade darin liegt nun das Wesen der Organisation und des Lebens, dass die organisirten Gebilde einer beständigen inneren Veränderung fähig sind, dass, so lange sie sich mit Wasser und sauerstoffhaltiger Luft in Berührung befinden, in ihrem Innern selbst nur ein Theil der Kräfte ins Gleichgewicht kommt und so die Form des Ganzen, das Gerüste bildet, während zwischen den Molekülen und in diesen selbst durch chemische Veränderungen immer wieder Kräfte frei werden, welche weitere Veränderungen bewirken. Es beruht dies wesentlich auf dem eigenthümlichen Molecularbau, der es erlaubt, dass an jedem Puncte des Innern gelöste und gasförmige (absorbirte) Stoffe von aussen her eindringen und wieder nach aussen geschafft werden können.

Ihren höchsten Grad erreicht diese innere Veränderlichkeit bei den Chlorophyllkörpern und dem Protoplasma. In den ersteren finden unter dem Einflusse des Lichts chemische Processe, wie die Bildung des grünen Farbstoffs und der Stärke, mit grosser Energie und Ausgiebigkeit statt, und bei Abwesenheit des Lichts treten sofort andere chemische Vorgänge auf, die erst mit der völligen Zerstörung des ganzen Chlorophyllkörpers endigen. — Die wunderbaren Eigenschaften des Protoplasma, die wir schon in der Zellenlehre von verschiedenen Seiten kennen lernten, gipfeln in seiner spontanen, autonomen Beweglichkeit, in der Fähigkeit, verschiedene Formen anzunehmen, seine Umrisse und seine inneren Zustände zu verändern, also auch innere Kräfte zur Wirkung zu bringen, ohne dass entsprechende Anstösse von aussen her beobachtet werden. Eine ins Einzelne gehende Erklärung dieser merkwürdigen Thatsache ist gegenwärtig unmöglich; sie wird aber wenigstens im Allgemeinsten einigermaassen begreiflich, wenn man überlegt, dass im Protoplasma sowohl die molecularen wie die chemischen Kräfte niemals ins Gleichgewicht kommen, dass in ihm die verschiedensten Elementarstoffe in den verschiedensten Verbindungen vorhanden sind, dass durch die chemischen Wirkungen des Sauerstoffs der Luft beständig erneute Anstösse zur Störung des inneren Gleichgewichts gegeben werden, dass beständig auf Kosten der Protoplasmasubstanz selbst Kräfte frei gemacht werden, welche in dem complicirten Bau zu den verwickeltsten Wirkungen hinführen müssen; jeder Eingriff von aussen, auch wenn er unmerkbar ist, wird ein verwickeltes Spiel von inneren Bewegungen hervorrufen, von denen wir nur den letzten Effect allein als äussere Formveränderungen wahrnehmen.

Die Zerstörung der Molecularstructur organisirter Gebilde kann in sehr verschiedener Weise stattfinden und gewährt noch weitere Einsicht in manche physiologische Verhältnisse.

Es sind vorzugsweise verschiedene Temperaturgrade, chemische Reagentien und energisch Wasser anziehende Mittel, durch welche der Molecularzustand dauernd verändert wird; diese Einflüsse wirken aber im Allgemeinen erst dann zerstörend, wenn sie einen bestimmten Grad der Intensität überschreiten, und nicht selten bewirken verschiedene Temperaturgrade und verschiedene Concentrationen der Reagentien nicht nur dem Grade, sondern auch der Art nach verschiedene Erscheinungen in den organisirten Gebilden. — Der Effect der meisten Einwirkungen hängt übrigens in hervorragender Weise von der chemischen Natur des Stoffes ab, der vorzugsweise das Baumaterial und das Moleculargerüst eines organisirten Gebildes darstellt; daher unterscheiden sich Zellhaut[1]) und Stärke einerseits von den Krystalloiden, Chlorophyllkörnern und dem Protoplasma andererseits, insofern jene vorwiegend aus in Wasser unlöslichen Kohlehydraten, diese vorwiegend aus eiweissartigen Stoffen aufgebaut sind.

Von dem reichen und noch lange nicht erschöpften Beobachtungsmaterial sollen hier nur einige der auffallenderen Erscheinungen angeführt werden.

a) Die Temperatur bewirkt im Allgemeinen erst dann eine auffallende und dauernde Veränderung (Zerstörung) der Organisation, wenn sie über 50° C., zuweilen selbst erst dann, wenn sie über 60° C. steigt, und der betreffende Körper von Wasser reichlich durchdrungen ist; lufttrockene organisirte Körper ertragen gewöhnlich viel höhere Temperaturen ohne Schaden. So verwandelt sich z. B. die dichte, wasserarme Substanz eines durchtränkten Stärkekorns erst bei 65° C., die wasserreichere aber schon bei 55° C. in Stärkekleister (Nägeli), wobei die Aufnahmsfähigkeit für Wasser und dem entsprechend das Volumen sich

1) Die Zellhaut nehme ich hier und im Folgenden als nicht cuticularisirt, nicht verholzt und nicht verschleimt an.

enorm steigert; nach Payer ist die Volumenzunahme der Stärke im Wasser von 60° C. = 142 Proc., bei 70—72° C. = 1235 Proc., während die unveränderte Stärke nach Nägeli nur 40—70 Proc. Wasser enthält; lufttrockene Stärke muss bis fast 200° C. erhitzt werden, bevor eine wesentliche Steigerung ihrer Quellbarkeit eintritt; dabei wird sie aber chemisch verändert, in Dextrin verwandelt. Für die Zellhaut sind die entsprechenden Temperaturwirkungen noch nicht näher bekannt, aber jedenfalls abweichend von den eben genannten. — Aehnlich wie die Eiweissstoffe werden auch die aus ihnen vorzugsweise bestehenden Protoplasmagebilde im durchtränkten Zustande schon zwischen 50° und 60° C. zur Gerinnung gebracht, während sie lufttrocken weit höhere Temperaturen ohne Zerstörung ihrer Molecularstructur ertragen[1]. — Nicht zu übersehen ist der auffallende Unterschied in der Wirkung der Temperatur auf durchtränkte Stärke einerseits und auf durchtränkte Protoplasmakörper andererseits; bei jener wird die Quellungsfähigkeit enorm gesteigert, sie wird dabei gelockert und chemischen Einwirkungen leichter zugänglich, während die Gerinnung der letzteren ihre Quellungsfähigkeit beeinträchtigt, die Verschiebbarkeit der Moleküle vermindert und sie gegen chemische Einwirkungen resistenter macht. Diese Verschiedenheit tritt auch dann hervor, wenn die Veränderung der Molecularstructur durch Säuren bewirkt wird, und in diesem Falle verhält sich die normale Zellhaut der Stärke ähnlich.

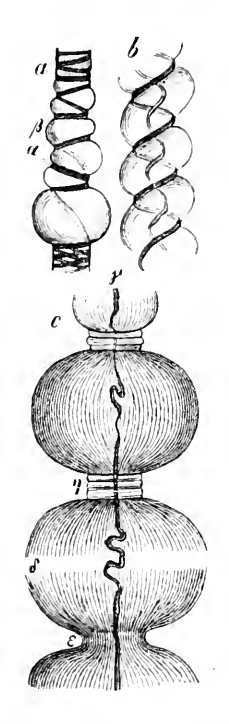



Fig. 466. Trichoblasten aus dem Blatt von Hoja carnosa (vergl. p. 29, Fig. 30), bei *a* und *b* nach beginnender Einwirkung von Jod und verdünnter Schwefelsäure, bei *c* weiter fortgeschrittene Quellung in verdünnter Schwefelsäure. — In *a* ist *α* und *β* die dunkelblau gefärbte äusserste, nicht quellungsfähige Hautschicht, welche hier etwas unregelmässig, in *b* aber sehr regelmässig in ein schraubiges Band zerreisst, während die inneren quellenden Hautschichten dazwischen hervorquellen, sie sind (durch Jod) hellblau gefärbt. — Bei *c* ist *γ* der Hohlraum der Faserzelle, bei *ε* und *η* Einschnürungen an den Stellen, wo die äussere Hautschicht besonders fest ist, bei *δ* beginnt die stark gequollene Substanz sich aufzulösen. (800).

b) Säuren (zumal Schwefelsäure), mit Wasser sehr verdünnt, bewirken an Stärkekörnern und Zellhäuten bei gewöhnlicher Temperatur eine stärkere Quellung als reines Wasser, ohne indessen die Organisation zu zerstören; nach Auswaschung der Säure kehrt der frühere Zustand zurück; bei höherer Concentration der Säure dagegen tritt eine heftige Quellung bei Stärkekörnern und Zellstoffhäuten ein; sie werden in einen kleisterähnlichen Zustand übergeführt; die protoplasmatischen Gebilde dagegen gerinnen, ähnlich wie unter dem Einflusse der höheren Temperatur. Concentrirte Schwefelsäure endlich zerstört den Molecularbau vollständig unter mehr oder minder weit gehender, chemischer Veränderung der Substanz bei diesen wie jenen; sie werden verflüssigt.

c) Kalilösung verhält sich bei den Stärkekörnern bezüglich der Quellungserscheinungen ähnlich wie Schwefelsäure; ihre Wirkung auf Protoplasmagebilde ist dagegen sehr verschieden von der Säure; bei geringer Concentration der Kalilösung quellen sie in dieser stark auf oder sie verflüssigen sich, besonders das Protoplasma und der Kern sehr junger Zellen (in alten Zellen sind sie oft sehr resistent); in hochconcentrirter Kalilösung aber behalten die Protoplasmagebilde oft ihre Form und scheinbar ihre Structur, sie erstarren nicht, noch zerfliessen sie; die trotzdem stattfindende gründliche Zerstörung ihrer Molecularstructur tritt aber darin hervor, dass sie auf nun folgenden reichlichen Wasserzusatz sofort zerfliessen.

1) Vergl. Handbuch der Exp. Phys. p. 63 ff.

d) Mechanische Eingriffe, wie Druck, Stoss, Zerrungen von geringer Intensität werden von den organisirten Gebilden ohne Beschädigung ertragen; sie sind entweder hinreichend elastisch, wie die Stärkekörner und Zellhäute, um die so bewirkte Veränderung ihrer äusseren Form und inneren Spannungen wieder auszugleichen, oder sie sind unelastisch, wie das Protoplasma und die Chlorophyllkörper, und können dann passive, geringe Formveränderungen auf andere Art ausgleichen. Starker Druck, Stoss, Zerrung aber bewirken Zerreissungen, d.h. Trennungen der Moleküle, die nicht wieder auszugleichen sind; dabei kann indessen der Molecularbau der einzelnen getrennten Stücke vollkommen erhalten bleiben, wie einzelne Bruchstücke von Stärkekörnern und Zellhäuten zeigen; noch deutlicher tritt dies bei dem beweglichen Protoplasma hervor, wo einzelne abgetrennte Stücke des vorher zusammenhängenden Körpers sich wie eben so viele Individuen verhalten und sich selbstständig bewegen können; so z. B. abgetrennte Stücke von Plasmodien, die von einander abgeschnürten Hälften des durch Zuckerlösung contrahirten rotirenden Protoplasmas in Wurzelhaaren von Hydrocharis u. dgl. Dem entsprechend können sich zwei oder mehr individualisirte Protoplasmakörper zu einem Ganzen vereinigen, wie bei der Entstehung der grossen Plasmodien, der Zygosporen, der Befruchtung der Oogonien. — Völlige Zerstörung auf rein mechanischem Wege wird erst durch Zerreiben bewirkt, d. h. durch zahlreiche Risse, Trennungen der Moleküle und willkürliche oder zufällige Vermengung derselben. In diesem Falle pflegt bei den Protoplasmagebilden alsbald eine chemische Veränderung der mechanischen Zerstörung des Molecularbaues zu folgen. Bei manchen Zellhäuten bewirkt schon die blosse Unterbrechung der Continuität durch einen Schnitt auffallende Veränderungen der benachbarten und entfernteren Theile; so verkürzen sich nach Nägeli durchschnittene Zellhäute von Schizomeris und verdicken sich dabei in sehr auffallendem Grade.

e) Die Aenderungen der Molecularstructur der organisirten Zellentheile durch schädliche Einflüsse (Tödtung) machen sich oft durch auffallende Veränderungen ihrer Diffusionseigenschaften geltend. Für Stärke und Zellhaut ist darüber noch wenig bekannt desto merkwürdiger sind die Erscheinungen an dem Protoplasma (sammt dem Zellkern).[1]) Das normale lebende Protoplasma nimmt z. B. aus einer umspülenden Lösung keine Farbstoffe in sich auf, sobald es aber durch Wärme oder chemische Einflüsse getödtet ist, dringt der gelöste Farbstoff nicht blos ein, sondern er sammelt sich hier an, und zwar so, dass das getödtete Protoplasma viel tiefer gefärbt erscheint, als die umgebende Farbstofflösung. Stärke und Zellhaut dagegen nehmen aus einer Jodlösung auch im frischen unveränderten Zustande verhältnissmässig weit mehr Jod als Lösungsmittel in sich auf und färben sich viel tiefer als die umgebende Lösung (auch ist die Färbung eine andere, meist blau, während die umgebende Lösung gelbbraun ist). — Das auf irgend eine Weise, durch Frost, Hitze, chemische Mittel getödtete Protoplasma, welches die Zellen auskleidet, wird permeabler (ob auch zugleich die Zellhaut, ist unbekannt); es lässt den Zellsaft, der in lebenden und wachsenden Zellen immer unter hohem Drucke steht, ausfiltriren, als ob es poröser geworden wäre; es ist dies besonders deutlich dann zu erkennen, wenn erfrorene oder über 50°C. erhitzte farbstoffhaltige Zellen oder Gewebe im Wasser liegend ihren farbigen Saft ausfliessen lassen, während lebende dies nicht thun.

f) Die wahre Natur der Veränderung, welche die Molecularstructur organisirter Gebilde durch Erwärmung im feuchten Zustand über 50—60°C., sowie durch starkes Aufquellen in Säuren und Alkalien erfährt, findet Nägeli in einer Zertrümmerung der krystallinischen Moleküle. Bei Stärkekörnern und Zellhäuten sprechen für diese Ansicht einige Thatsachen, die bisher auf andere Weise nicht zu erklären sind. Die Steigerung der Wasseraufnahme unter den genannten Umständen wird hiernach insofern begreiflich, als durch die Zertrümmerung der Moleküle die Zahl der wasseranziehenden Partikeln vergrössert, die Grösse der-

1) Nägeli in pflanzenphys. Unters. I. p. 5 ff. — Hugo de Vries in Archives néerlandaises. T. VI. 1871 (sur la perméabil. du protopl. des Bettereves).

selben verringert wird, was nothwendig mit einer Steigerung des Wassergehalts und entsprechender Volumenzunahme verbunden ist; besonders ist hier die Thatsache zu erwähnen, dass die dichteren Schichten der Stärkekörner und Zellhäute bei starker Quellung unter den genannten Umständen den weichsten und wasserreichsten Schichten gleichartig werden: da nun wahrscheinlich jene aus grossen, diese aber aus kleinen Molekülen bestehen, so lässt sich diese Thatsache dadurch erklären, dass die grossen Moleküle der dichten Substanz in zahlreiche kleine Moleküle zertrümmert und so denen der weichen Substanz ähnlich werden. — In demselben Sinne lässt sich die Wahrnehmung deuten, dass mit der Zerstörung der Organisation durch starke Quellung die optischen Eigenschaften der Stärke und der Zellhaut verändert werden, ihre frühere Wirkung auf polarisirtes Licht verschwindet für immer; es wird auch dies erklärlich, wenn man annimmt, dass unter den genannten Einflüssen die optisch wirksamen Moleküle ihre Form verlieren, dass ihre Bruchstücke unregelmässig durch einander geworfen werden.

In wie weit diese Anschauungen auch auf die Protoplasmagebilde und ihre Gerinnung übertragbar sind, bleibt einstweilen dahingestellt.

g) Die Zerstörung der Molecularstructur der organisirten Gebilde kann gradweise gesteigert werden, und wenn sie eine gewisse Grenze überschreitet, so entsteht aus dem anfangs organisirten Material ein neuer Körper, dessen Molecularzustand seit Graham als colloidal bezeichnet wird. Bei der Aehnlichkeit der organisirten und krystallisirten Körper, wie sie nach Nägeli und Schwendener besteht, kann es nicht auffallen, das auch Mineralsubstanzen, die sonst krystallinisch auftreten, unter gewissen Umständen colloidal werden, wie die Kieselsäure[1]. — Die organisirten Körper nehmen Wasser (und andere Flüssigkeiten) unter Volumenzunahme bis zu einem gewissen Maximum auf, dann sind sie gesättigt, die krystallinischen Körper lösen sich in einem bestimmten Minimum von Wasser und bilden eine gesättigte Lösung, die nach Willkür zu verdünnen ist. Die colloidalen zeigen in dieser Beziehung ein mittleres Verhalten: sie sind mit Wasser in allen Verhältnissen mischbar; es giebt für sie kein Minimum noch Maximum des Wassergehalts. Bei den organisirten und krystallisirten Körpern bewirken Lösungsmittel einen plötzlichen Uebergang aus dem geformten in den flüssigen Zustand. Die colloidalen Körper gehen aus dem trockenen in den gelösten Zustand (wenn sie überhaupt löslich sind) durch alle Stufen der Erweichung über; sie sind in einem gewissen wasserarmen Zustand hart, dann breiartig, dann schwerflüssig zäh, endlich mit hinreichendem Wasser leichtflüssig; auch im flüssigen Zustand sind sie schleimig, cohärent und adhäriren stark an organisirten, weniger an krystallisirten Körpern; auch bei starker Verdünnung diffundiren sie sehr langsam, und manche von ihnen scheinen organisirte Häute (Zellhäute) überhaupt nicht durchdringen zu können. Bei der Eintrocknung liefern sie eine homogene Substanz, deren Quellung und optische Eigenschaften von dem Molecularbau der Krystalle und der organisirten Gebilde weit abweichen; diesen gegenüber können die colloidalen Körper als innerlich amorph, wie sie es auch äusserlich sind, betrachtet werden. — Innerhalb der Pflanze treten die colloidalen Körper häufig als Zerstörungsproducte der organisirten auf, und unter Umständen liefern sie auch das Bildungsmaterial zum Aufbau neuer organisirter Körper; so entstehen das Bassoringummi und vielleicht auch das Arabin, ebenso der Quitten- und Leinsamenschleim durch Desorganisation von Zellhäuten; vielleicht ist auch die Bildung der Cuticularsubstanz hierher zu rechnen; das Viscin soll aus verwandelten Zellhäuten hervorgehen; der Ursprung des colloidalen Pectins und des Kautschuks ist noch unbekannt; alle diese Stoffe finden in der Pflanze keine weitere Verwendung mehr.

h) Traube's künstliche Zellen[2]. Unter allen Wachsthumserscheinungen im Pflanzenreich sind die wichtigsten die der Zellhäute, und Alles, was dazu beitragen kann, das

1) Vergl. unter Anderem Th. Graham in Ann. der Chemie u. Pharm. 1865. Bd. 135, p. 65 ff.

2) M. Traube: Experimente zur Theorie der Zellbildung und Endosmose im Archiv für Anat., Physiol. u. wissenschaftliche Medicin von Reichert und Du Bois 1867, p. 87 ff.

Wachsen derselben von verschiedenen Seiten her genauer kennen zu lehren, muss als willkommener Beitrag betrachtet werden. In diesem Sinne sind die hier zu referirenden Versuche Traube's von grossem Interesse, wenn es auch nicht immer möglich ist, jede Eigenthümlichkeit seiner künstlichen Zellen ohne weiteres auf Pflanzentheile zu übertragen.

Ausgehend von Graham's Satz, dass gelöste Colloide unfähig sind, durch colloidale Membranen zu diffundiren, und der Erfahrung, dass Niederschläge colloidaler Stoffe meist selbst colloidal sind, fand Traube, dass ein Tropfen des Colloids *A* in eine Lösung des Colloids *B* gebracht, sich mit einer Niederschlagsmembran umgeben muss. Ist dabei *A* concentrirter (besser ist seine Anziehung zum Wasser grösser), so muss die Zelle turgesciren, d. h. die Niederschlagshaut durch das weiter eingesogene Wasser gedehnt werden; dadurch werden die Hautmoleküle so weit aus einander gerückt, dass zwischen ihnen neuer Niederschlag erfolgt, der das Flächenwachsthum der Haut bewirkt. Er benutzte zum genaueren Studium vorwiegend Zellen, deren Haut aus einem Niederschlag von gerbsaurem Leim bestand. Zu diesem Zweck wurde dem Leim die Gerinnbarkeit durch 36stündiges Kochen entzogen. Von diesem syrupdicken, sogen. β Leim wird mittels eines Glasstabs ein dicker Tropfen aufgenommen, einige Stunden an der Luft abgetrocknet und dann mittels des durch einen Kork geführten Stabes in eine mit Gerbsäurelösung halb gefüllte Flasche eingetaucht.

Die am Umfang des Tropfens entstehende Leimlösung bildet nun sofort mit der umgebenden Gerbstofflösung (Tannin) eine rings geschlossene Haut: das durch dieselbe eindringende Wasser löst den Leim successive auf. In verdünnter Gerbstofflösung von 0,8—1,8% entsteht eine gespannte, nicht irisirende, daher dicke Haut, in concentrirter Lösung von 3,5—6% (also bei geringerer Concentrationsdifferenz der beiden Lösungen) bildet sich eine irisirende, dünne, schwachgespannte Haut[1].

Die Anfangs dickwandigen Zellen durchlaufen nach Traube verschiedene Entwickelungsstadien; sie bleiben kugelig, solange der Leimkern noch nicht ganz gelöst ist, dann tritt von oben her eine Trübung im Innern ein, durch Auflösung eines Membrantheiles in der oben verdünnten Leimlösung, dabei beginnt die Haut zu collabesciren und zu irisiren, endlich erfolgt Klärung des Inhalts und neue Spannnng. Nach Wochen zerrissen, lässt die Zelle noch Leim austreten.

Je grösser die Concentrationsdifferenz der beiden Flüssigkeiten (der Membranogene), desto fester und gespannter ist die Membran, d. h. je grösser die Intensität der endosmotischen Anziehung, desto grösser ist die Zahl der zu Membrantheilen gerinnenden Atomschichten, desto dicker die Membran.

Bezüglich der Eigenschaften der Haut zeigt Traube, dass alle bisher zu Diffusionsversuchen benutzten Häute Löcher hatten[2]; die Niederschlagsmembranen haben ausschliesslich Molecularinterstitien, und zwar sind nach ihm diese letzteren kleiner als die Moleküle des Niederschlags, aus dem die Membran sich aufbaut; denn wären sie grösser, so würden sofort in den Interstitien neue Niederschläge entstehen. Trotz der grossen Dichte aber ist die Endosmose rascher als bei allen anderen Häuten, weil jene dünner sind. — Die Haut

1) Nur die Leimhäute verhalten sich so, alle anderen bleiben auch irisirend straff.

2) Es ist leicht, sich von dem Vorhandensein wirklicher Löcher in Schweinsblase, Ochsenblase, Herzbeutel, Amnion, Collodiumhaut, Pergamentpapier, womit bisher gewöhnlich Diffusionsversuche gemacht wurden, zu überzeugen, wenn man dieselben über ein weites Glasrohr spannt, eine 20—40 Ctm. hohe Wassersäule aufgiesst und die freie Hautfläche mit Filtrirpapier wiederholt abtrocknet. Man sieht dann fast immer an einzelnen Stellen Wasser hervorquellen, selten ist ein Hautstück von 2—3 □ Ctm. Fläche dicht. Noch deutlicher machen sich die Löcher bemerklich, wenn man das Rohr mit einer dichten Salzlösung füllt und die Haut in Wasser taucht; statt eines an der ganzen Hautfläche gleichartigen Diffusionsstromes bemerkt man einzelne Fäden von Salzlösung ins Wasser hinabsinken. Diese Erfahrungen zeigen, wie wenig zuverlässig die bisher mit Häuten gemachten Diffusionsversuche sein müssen (Sachs).

wird fester (starrer?), wenn dem β Leim essigsaures Blei oder schwefelsaures Kupfer zugesetzt wird.

Sobald durch den Druck des sich endosmotisch vergrössernden Zellinhaltes die Moleküle der gedehnten Membran so weit von einander entfernt werden, dass ihre Interstitien die Moleküle der beiden Membranbilder durchlassen, so müssen diese daselbst offenbar sofort von Neuem in Wechselwirkung treten und Erzeugung von neuen Membranmolekülen veranlassen, die sich zwischen die vorhandenen einlagern; es findet also Wachsthum durch Intussusception statt und zwar vermittelt durch die Dehnung der Haut, die ihrerseits durch die Endosmose verursacht wird. Dass das Wachsthum nicht blos durch Dehnung, sondern auch durch Einlagerung stattfindet, beweist Traube dadurch, dass er die Gerbsäure durch Wasser verdrängt; sobald dies geschehen, d. h. also sobald (bei fortdauernder Endosmose) die Neubildung von Niederschlagsmolekülen in der Haut verhindert ist, hört das Wachsen auf.

So lange die Concentration des Inhaltes der künstlichen Zelle überall dieselbe ist, bleibt auch die Haut überall gleich dick, und die Zelle behält Kugelform. Wenn aber der Inhalt sich verdünnt, so bildet sich eine dichtere Lösung im unteren Theil der Zelle, oben eine dünnere; dem entsprechend wird oben die Haut dünner (weil hier die Concentrationsdifferenz geringer ist) und demzufolge dehnbarer; sie wird also oben stärker ausgedehnt und wächst auch stärker in die Fläche, es treten nicht selten auswärts gerichtete Wülste oder Auswüchse hervor. Man kann dies kurz so zusammenfassen: die Endosmose gehe vorwiegend am unteren Theil der Zelle, das Wachsthum am oberen vor sich. Die Concentrationsverschiedenheit im Innern der Zelle aber, welche diese veranlasst, ist Folge davon, dass bei fortschreitender Endosmose das eindringende Wasser nicht sofort mit allen Theilen der inneren Lösung sich gleichförmig mischt, so dass Schichten von verschiedenem specifischem Gewicht sich über einander lagern.

Weitere Versuche zeigten, dass auch Colloide mit Krystalloiden, z. B. Gerbsäure mit essigsaurem Kupfer und Bleizucker, Wasserglas mit denselben Körpern, dass endlich Krystalloide unter sich, z. B. gelbes Blutlaugensalz mit essigsaurem Kupfer oder mit Kupferchlorid wachsende Niederschlagsmembranen in Form von Zellhäuten erzeugen, und Traube kommt zu dem Schluss: Jeder Niederschlag, dessen Interstitien kleiner sind, als die Moleküle seiner Componenten, muss bei Berührung der Lösungen seiner Componenten Membranform annehmen.

Da die Niederschlagsmembran, wie oben erwähnt wurde, nur Molecularinterstitien, aber keine Löcher enthalten, so sind sie zum Studium endosmotischer Vorgänge ganz besonders geeignet; sie verhalten sich in dieser Hinsicht ganz verschieden von anderen Häuten, indem sie selbst für die diffusibelsten Stoffe oft ganz undurchgängig sind, andere chemische Verbindungen jedoch durchlassen, und jede Haut hat darin ihre besonderen Eigenthümlichkeiten.

Abgesehen davon, dass jede Niederschlagsmembran undurchdringlich ist für ihre eigenen Membranogene, ist die des gerbsauren β Leims z. B. auch für Ferrocyankalium undurchdringlich, permeabel dagegen für Chlorammonium, salpetersauren Baryt, Wasser. Die Membran von Ferrocyankupfer, welche sich um einen Tropfen von Kupferchlorid in gelbem Blutlaugensalz (Ferrocyankalium) bildet, ist undurchdringlich für Chlorbarium, Chlorcalcium, schwefelsaures Kali, schwefelsaures Ammoniak, salpetersauren Baryt; permeabel dagegen für Chlorkalium und Wasser. Man hat nach Traube überhaupt in der Durchgängigkeit der Niederschlagsmembranen ein Mittel, die relative Grösse der Moleküle verschiedener Lösungen zu bestimmen, da nur solche Moleküle durch die Haut passiren können, welche kleiner sind als die Interstitien der Membran, also auch kleiner als die Moleküle der Membranogene.

Setzt man einer Lösung von β Leim etwas schwefelsaures Ammoniak, einer Gerbsäurelösung etwas Chlorbarium zu, so entsteht eine Membran von gerbsaurem Leim und in dieser ein Niederschlag von schwefelsaurem Baryt, der die Interstitien verkleinert; die beiden

Niederschlag bewirkenden Lösungen können nun nicht mehr diffundiren, dagegen ist die infiltrirte Haut noch durchgängig für die kleineren Moleküle von Chlorammonium und Wasser.

Es giebt nach Traube kein endosmotisches Aequivalent im Sinne der älteren Theorie, die Endosmose ist unabhängig von jedem Austausch, indem sie ausschliesslich auf der Anziehung des sich lösenden Körpers zum Lösungsmittel beruht, die bei gleicher Temperatur unveränderlich ist und als endosmotische Kraft bezeichnet werden kann. Sehr gross z. B. ist die endosmotische Kraft des Traubenzuckers, sehr gering die der gelatinirenden Körper.

Diesen für die Pflanzenphysiologie ungemein werthvollen Untersuchungen, die wir im Folgenden mehrfach, wenn auch mit vorsichtiger Auswahl, benützen werden, hat Traube Beobachtungen über das Wachsthum der Niederschlagshäute von Ferrocyankupfer beigefügt, deren Hauptergebnisse ich jedoch nach zahlreichen eigenen Versuchen nicht bestätigen kann.

Lässt man einen Tropfen einer sehr concentrirten Kupferchloridlösung in eine verdünnte Lösung von Ferrocyankalium fallen, so umkleidet er sich sofort mit einer dünnen, bräunlichen oder braunen Haut von Ferrocyankupfer, welche eigenthümliche Erscheinungen zeigt. Noch bequemer ist es, kleine Stücke von Kupferchlorid in die gelbe Lösung zu werfen, wo sich sofort auf Kosten des Wassers der letzteren ein grüner Tropfen bildet, der an seiner Oberfläche die Haut erzeugt und noch festes Kupferchlorid umschliesst, welches sich nach und nach durch das eindringende Wasser löst. Diese Zellen zeigen ein lebhaftes Wachsthum und manche nicht leicht zu erklärende und von Nebenumständen abhängende Verschiedenheiten: manche sind sehr dünnhäutig, rundlich, mit geringer Neigung aufwärts zu wachsen, sie bilden meist zahlreiche, kleine, warzenförmige Auswüchse und erlangen ein sehr beträchtliches Volumen (1—2 Ctm. im Durchmesser). Sie scheinen vorwiegend bei der Auflösung grosser Kupferchloridstücke zu entstehen. Andere haben dicke rothbraune Häute, sie wachsen in Form von unregelmässigen Cylindern rasch aufwärts, verzweigen sich selten und erreichen 2—4 Mm. Durchmesser, oft Höhen von mehreren Ctm. Ausserdem giebt es Combinationen beider Formen, die zuweilen eine Art horizontalen knolligen Rhizoms darstellen, aus welchem nach oben lange stengelartige Auswüchse, nach unten hin wurzelähnliche Ausstülpungen hervortreten.

Es ist bei dem hier verfügbaren Raum unmöglich, eine ausführliche Darstellung dieser Erscheinungen zu geben; nur das eine soll noch hervorgehoben werden, dass diese Ferrocyankupfer-Häute durchaus nicht, wie Traube annimmt, durch Intussusception, sondern auf ganz andere Weise (durch Eruption) wachsen.

Ist um den grünen Tropfen eine braune Haut entstanden, so dringt von aussen rasch Wasser zu dem Kupferchlorid durch die Haut ein, diese wird lebhaft gespannt, und wie man deutlich sieht, endlich z e r r i s s e n; aus dem Riss tritt sofort die grüne Lösung hervor, umkleidet sich aber auch momentan mit einer Niederschlagshaut, die entweder als eingeschobenes Stück der vorigen oder als ein Auswuchs (Ast) derselben erscheint, ein Vorgang, der sich so lange wiederholt, als noch Kupferchlorid im Innern der Zelle vorhanden ist. An Einlagerungen von neuen Hautmolekülen zwischen die vorhandenen ist dabei nicht zu denken. Diese Zellen sind so zu sagen unverwundbar; sticht man sie an, so entsteht im Augenblick, wo man die stechende Spitze zurückzieht, ein derselben folgender Auswuchs, was nach dem Vorigen leicht erklärlich ist. — Bei dem raschen Einströmen des Wassers durch die Haut hat das gelöste oder noch feste Kupferchlorid keine Zeit, eine homogene Lösung zu bilden, es entsteht eine Schichtung, die unten in der Zelle mit grosser Concentration beginnt und oben mit fast reinem Wasser aufhört, wenn die Zelle bereits hoch gewachsen ist. Da nun die wenig concentrirte obere Flüssigkeit endlich leichter wird als die umgebende gelbe Lösung, so wirkt sie aufwärts zerrend auf die Haut[1]), bis diese unter oder an der Spitze (bei der zweiten Zellform) zerreisst; die leichtere Flüssigkeit, im Begriff aufzu-

1) Nämlich so wie ein unter Wasser gehaltener Kork aufzusteigen sucht.

steigen, umgiebt sich aber sofort mit einer Haut, die an den Risswänden der alten hängen bleibt, und so findet das Spitzenwachsthum derartiger Zellen ebenso wie die Zweig-und Warzenbildung der runden in Form von Eruptionen statt; wird die Flüssigkeit oben in der Zelle endlich reines Wasser, so reissen grössere Theile der Haut ab und fliegen in der umgebenden Lösung wie Luftballons empor, die sich unten nicht schliessen. Ist das Kupferchlorid schon ganz zur Hautbildung verbraucht, so schliesst sich auch die bei dem Abreissen der oberen Kappe entstandene Oeffnung nicht mehr, oder die ganze Zelle steigt wie ein Luftballon empor.

Werden rasch wachsende Zellen der zweiten Form horizontal gelegt, so ensteht an der äussersten Spitze, als an der am wenigsten festen Stelle, ein Auswuchs, der sich hier rechtwinkelig aufwärts gerichtet ansetzt und dann wie die frühere Spitze der Zelle weiter aufwärts wächst; dieser Vorgang, wenn er auch entfernt an die Aufwärtskrümmung horizontal gelegter wachsender Stengel erinnert, hat doch thatsächlich nicht die geringste wirkliche Aehnlichkeit damit, wie im 4. Kapitel noch gezeigt werden soll und wie sofort einleuchtet, wenn man beachtet, dass es sich bei diesen Zellen überhaupt nicht um Wachsthum durch Intussusception handelt.

§ 2. Bewegung des Wassers in der Pflanze[1]. Das Wachsthum der Pflanzenzellen ist immer mit Wasseraufnahme verbunden, nicht nur insofern es sich um die Vergrösserung des Saftraumes handelt, sondern auch das Wachsthum der Haut und anderen organisirten Gebilde findet unter entsprechender Einschiebung von Wasserpartikeln zwischen die festen Moleküle statt. Den wachsenden Zellen und Geweben muss also Wasser zugeführt werden, und wenn die das Wasser von aussen aufnehmenden Organe fern liegen, so wird die Bewegung in Folge des Wachsthums sich weit über die Verbrauchsorte hin erstrecken müssen. Ebenso wird in den Assimilationsorganen Wasser verbraucht, indem es den Wasserstoff zur Bildung der organischen Verbindungen liefert; den Reservestoffbehältern, in denen die assimilirten Verbindungen zeitweilig aufgespeichert werden, muss ebenfalls Wasser zugeführt werden, wenn es darauf ankommt, diese Stoffe wieder aufzulösen, damit sie den wachsenden Wurzelspitzen, Blättern und Stammspitzen als Baumaterial zuströmen können. Alle diese mit der Ernährung und dem Wachsthum nothwendig verbundenen Wasserbewegungen gehen langsam vor sich, wie das Wachsthum selbst; ihre Richtung wird im Allgemeinen bestimmt durch die gegenseitige Lage der das Wasser verbrauchenden und der es aufnehmenden und abgebenden Organe.

Bei den unter Wasser oder unter der Erde wachsenden Pflanzen, wo ein Verlust von Wasser nicht oder in ganz unerheblichem Grade stattfindet, hat es mit diesen Vorgängen sein Bewenden; fast ebenso ist es bei manchen Landpflanzen, die durch eine besondere Organisation vor der Verdunstung des einmal aufgenommenen Wassers beinahe vollständig geschützt sind, wie die Cactusarten, die cactusähnlichen Euphorbien, die Stapelien u. a., die eben deshalb an den trockensten Orten zu leben befähigt sind. Die grosse Mehrzahl der Pflanzen aber breitet ihre Belaubung mit grosser Flächenentwickelung in der Luft aus; sind die Blätter dabei zart, wie bei den meisten rasch wachsenden Pflanzen, so wird ihnen durch die Verdunstung ein sehr bedeutender Theil des Zellsaftwassers binnen

1) Vergl. Sachs: Handbuch der Experimentalphysiologie, die Abhandlung »Wasserströmung« p. 196, wo auch die Literatur bis 1865 genannt ist; die brauchbare neuere Literatur ist weiter unten citirt.

kurzer Zeit entzogen, so dass im Laufe einer Vegetationsperiode die durch Ausdünstung entweichende Wassermenge das Vielfache von dem Gewicht und Volumen der Pflanze selbst betragen kann. Es versteht sich von selbst, dass dies nur insofern möglich ist, als der Verlust durch Aufnahme entsprechender Wasserquantitäten durch die Wurzeln gedeckt und das den Blättern entzogene diesen von dort her wieder ersetzt wird; so lange die Gewebe der transpirirenden Pflanze turgescent bleiben, muss die Zufuhr dem Verdunstungsverlust nahezu gleich sein; so lange daher die Verdunstung an den Blättern oder sonstigen Verdunstungsflächen continuirlich fortschreitet, wird auch eine beständige W a s s e r s t r ö m u n g von der Wurzel zu den Blättern hin stattfinden; bei dem Aufhören der Verdunstung (in sehr feuchter Luft, bei Benetzung der Blätter durch Thau und Regen, nach Abfall der Blätter u. s. w.) wird auch die Wasserströmung aufhören, sobald die etwa erschlafften Gewebe wieder turgescent geworden sind. Da die Verdunstung durch die höhere Temperatur der Luft, durch Trockenheit derselben und vor Allem durch Sonnenschein beschleunigt wird und diese Umstände wechseln, so ist auch die Geschwindigkeit der Wasserströmung einem beständigen Wechsel unterworfen.

Die durch die Verdunstung hervorgerufene Wasserströmung hat, wie man sieht, keine unmittelbare Beziehung zu den Wachsthums- und Ernährungsprocessen; die Rosskastanien und anderen Bäume, Sträucher und Stauden, die im Frühjahr nur eine bestimmte Anzahl von Blättern entwickeln und den Sommer über keine weitere Vermehrung der Belaubung erfahren, transpiriren gerade während dieser Zeit am lebhaftesten, und gerade um diese Zeit ist die Wasserströmung am ausgiebigsten in ihnen; im Winter steht zugleich das Wachsthum und die Verdunstung und mit letzterer auch das Wasser im Gewebe still; bei dem Austreiben der Knospen geräth das Wasser zunächst nur insoweit in Bewegung, als es die Vergrösserung der wachsenden Organe verlangt, mit zunehmender Flächenentwickelung der letzteren steigert sich aber auch wieder die Verdunstung, und die Strömung beginnt von Neuem.

Während die für die Wachsthums- und Ernährungsprocesse nöthige Wasserbewegung nothwendig in den verschiedensten Gewebeformen stattfinden muss, im Parenchym und selbst im Urmeristem der Wurzelspitzen und Knospen sich vollzieht, ist es dagegen gewiss, dass die durch Verdunstung hervorgerufene Wasserströmung ausschliesslich im Holzkörper der Fibrovasalstränge sich bewegt; alles übrige Gewebe kann an irgend einer Stelle zerstört werden, ohne dass die Wasserströmung aufhört, wenn nur das Holz erhalten bleibt. Bei den Coniferen und Dicotylen mit einem compacten Holzkörper bewegt sich in Wurzel und Stamm ein einziger mächtiger Strom, der sich in den Zweigen und Blättern in immer engere Bahnen zertheilt; bei den Farnen und Monocotylen dagegen bewegt sich das strömende Wasser auch im Stamm schon in einzelnen engeren Bahnen, dem Verlauf der von einander isolirten Holzstränge entsprechend. — Dass gerade die verholzten Elemente des Xylems der Fibrovasalstränge die Strombahn darstellen, folgt nicht nur aus directen Beobachtungen, sondern auch aus der Thatsache, dass die Holzbildung um so mehr gefördert ist, je ausgiebiger die Verdunstung und je mächtiger der Wasserstrom einer Pflanze; bei den nicht verdunstenden submersen und subterranen Pflanzen unterbleibt die Verholzung des Xylems beinahe oder ganz; bei den Dicotylen und Coniferen, wo mit dem zunehmenden Alter die Ver-

dunstungsfläche sich steigert, wird auch durch Verdickung des Holzkörpers die Strombahn jährlich erweitert. Die Blattkrone der Palmen behält von einer gewissen Zeit ab ungefähr dieselbe Grösse, und dem entsprechend behalten der Stamm und die in ihm verlaufenden Strombahnen (Holzbündel) ihren Querschnitt unverändert.

Die durch das Wachsthum sowohl, wie die durch Verdunstung hervorgerufenen Wasserbewegungen haben das Gemeinsame, dass sie nach den Orten des Verbrauchs hin gerichtet sind. Beginnt das Wachsthum oder die Verdunstung zu einer gewissen Zeit an einem bestimmten Punct, so werden zunächst die nächstliegenden Gewebetheile ihr Wasser hergeben, dann entferntere, dann noch entferntere, bis endlich die entferntesten Organe, im Allgemeinen die Wurzeln, das Wasser von aussen her aufnehmen müssen; die Bewegung greift also rückwärts von ihrem Ziel immer weiter um sich, schliesslich selbst über die Pflanze hinaus, in das die Wurzeln umgebende Medium. Die Form der Bewegung kann also, auch abgesehen einstweilen von den wahren Ursachen derselben, als eine s a u g e n d e bezeichnet werden. Es tritt dies besonders deutlich an abgeschnittenen belaubten Stämmen und Aesten hervor, welche, mit der Schnittfläche in Wasser gestellt, durch den Holzkörper so viel Wasser aufsaugen, als eben zur Transpiration und Entfaltung neuer Blätter verbraucht wird; ein Druck von hinten her wirkt dabei nicht mit.

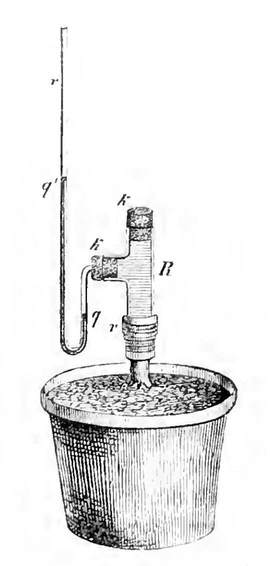



Fig. 467. Apparat zur Beobachtung der Kraft, mit welcher das Wasser durch den Wurzelstock getrieben aus dem Querschnitt des Stammes bei *r* austritt; es wird zuerst die Glasröhre *R* auf diesen dicht aufgebunden, dann die Steigröhre *r* mit dem Kork *k* fest eingesetzt; *R* mit Wasser völlig gefüllt, der obere Kork *k* aufgesetzt und endlich in *r* Quecksilber eingegossen, so dass es gleich anfangs bei *q'* höher als bei *q* steht; je nach der Grösse des Wurzeldruckes steigt das Niveau *q'* über *q*. Die Vorrichtung ist viel bequemer als die bisher gebräuchlichen zu handhaben.

Eine andere Bewegungsform des Wassers, die nicht auf Saugung, sondern auf einem Druck von hinten her beruht, wird dagegen von den Wurzeln vermittelt und zwar ganz unabhängig von dem Verbrauch des Wassers zum Zweck des Wachsthums oder der Verdunstung. Durchschneidet man den holzigen Stamm einer Landpflanze über der Wurzel, und ist diese mit dem Boden in normaler Weise verwachsen, der Boden feucht und hinreichend warm, so tritt aus dem Querschnitt des Stammes entweder sofort oder nach einiger Zeit Wasser hervor, es strömt Tagelang fort und die ausfliessenden Mengen können ein Vielfaches von dem Volumen des Wurzelstockes betragen. Dieser im Holz und zwar in den Hohlräumen der Gefässröhren aufsteigende Wasserstrom kann nur durch einen in den tieferen Theilen der Wurzel thätigen Druck bewirkt werden. Befestigt man ein Manometer von geeigneter Form an dem Querschnitt (Fig. 467), so zeigt sich, dass selbst bei kleineren und holzarmen Pflanzen (Tabak, Zea Mais, Urtica dioica u. a.) das austretende Wasser unter einem Drucke steht, der einer Quecksilbersäule von mehreren Centimetern Höhe das Gleichgewicht hält, bei manchen Holzpflanzen, wie z. B. der Rebe, kann dieser Druck 76 Ctm. Quecksilber (einen sogenannten Atmosphärendruck) erreichen.

Bei vielen Pflanzen von geringer Höhe macht sich dieser Wurzeldruck dadurch bemerklich, dass an bestimmten Puncten der Blätter Wasser in Form von Tropfen herausgepresst wird, vorausgesetzt, dass nicht etwa durch lebhafte Verdunstung der innere Wasservorrath vermindert und so der Druck aufgehoben wird. So treten an den Blatträndern und Blattspitzen vieler Gräser (besonders auffallend bei Zea Mais), Aroideen, Alchemillen u. a. Wassertropfen reichlich und wiederholt hervor [1], wenn durch Verdunkelung und Abkühlung der Luft die Transpiration vermindert, durch warmen, feuchten Boden die Thätigkeit der Wurzel gesteigert wird. Auch bei einzelligen oder aus Zellreihen bestehenden Pflanzen, wie den Mucorineen (Pilobolus crystallinus), Penicillium glaucum und grösseren Pilzen (Merulius lacrimans) wird Wasser in tropfbarer Form an den oberen Theilen ausgepresst, was durch die unten wie Wurzeln fungirenden Theile aufgenommen und hinaufgedrückt wurde.

Indessen tritt tropfbare Flüssigkeit nicht selten auch an Stellen hervor, an denen sich ein von der Wurzel ausgehender Druck nicht mehr bethätigen kann: so scheiden die Nectarien der Blüthen, z. B. die von Fritillaria imperialis, und die Drüsen in den Bechern der Nepenthesblätter [2]) auch dann noch Saft aus, wenn der Stengel von der Wurzel abgeschnitten und einfach in Wasser gestellt ist; in diesem Falle müssen die Druckkräfte erst in den oberen Gewebemassen, vielleicht in der Blüthe selbst, zu Stande kommen, denn dem abgeschnittenen Stengel wird das Wasser nicht durch Druck, sondern durch Saugung zugeführt.

Nicht zu vergleichen mit diesen Erscheinungen ist das sogenannte Bluten abgeschnittener Holztheile im Winter; es tritt nur dann ein, wenn der abgeschnittene Ast oder das Stammstück vorher kalt und reichlich mit Wasser in den Hohlräumen des Holzes durchdrungen war; wird das Holzstück rasch erwärmt, so dehnen sich die Luftblasen, welche sich neben dem Wasser in den Holzzellen und Gefässen vorfinden, aus, das Wasser entweicht dem so entstehenden Drucke, wo es eine Oeffnung findet, also am Querschnitt; wird das Holzstück wieder abgekühlt, so ziehen sich die Luftblasen im Innern desselben zusammen, das Wasser, welches mit dem Querschnitt in Berührung steht, wird eingesogen. Es ist leicht ersichtlich, dass diese durch Erwärmung und Abkühlung hervorgerufenen Ausdehnungen und Zusammenziehungen der Luftblasen im Holze auch dann wirksam sein müssen, wenn der Holzkörper eines Baumes unverletzt ist; es werden auf diese Weise Strömungen des in den Hohlräumen enthaltenen Wassers von den sich erwärmenden zu den sich abkühlenden Stellen hin eintreten und Spannungen sich geltend machen; das Alles aber nur so lange, als in den Hohlräumen des Holzkörpers neben Wasser auch Luftblasen sich finden, wie es im Winter und Frühjahr vor Entfaltung der Blätter und beginnender Verdunstung der Fall ist.

Obgleich die Bewegungen des Wassers in der Pflanze seit beinahe 200 Jahren vielfach untersucht und discutirt sind, ist es gegenwärtig dennoch nicht möglich, die Mechanik

---

1) Nach Duchartre, de la Rue und Rosanoff findet die Tropfenausscheidung gewöhnlich durch Spaltöffnungen statt, die entweder eigenthümlich entwickelt, sehr gross oder bei gewöhnlicher Form an den betreffenden Stellen gehäuft sind. De Bary bemerkt bei dieser Gelegenheit: »Wenn man bei einem Zweig einer geeigneten Pflanze, z. B. Fuchsia globosa, Wasser durch den mässigen Druck einer Quecksilbersäule in das Holz einpresst, so treten alsbald Wassertropfen aus den grossen S t o m a t a hervor« (Bot. Zeitg. 1869, No. 52, p. 882).

2) Vergl. den Anhang zu diesem Paragraphen unter g).

dieser Bewegungen im Einzelnen deductiv und befriedigend darzustellen[1]; so viel scheint gewiss, dass es sich hier in letzter Instanz immer um Capillaritäts- und Diffusionswirkungen (im weitesten Sinne des Worts) handelt; da aber diese Wirkungen in der lebenden Pflanze in Combinationen und unter Bedingungen auftreten, die von denen an künstlichen Apparaten weit abweichen, so ist man auch hier wesentlich darauf angewiesen, aus den an der Pflanze selbst sorgfältig studirten Erscheinungen die Vorgänge im Innern derselben abzuleiten, was bei der hier gebotenen Kürze nur andeutungsweise geschehen kann. Vor Allem wird man wohl thun, als Hauptergebniss der bisherigen Forschung die im Text hervorgehobene Unterscheidung der verschiedenen Bewegungsformen des Wassers in der Pflanze so lange festzuhalten, bis etwa eine tiefere Einsicht eine andere Auffassung rechtfertigt. — Das Folgende hat weniger den Zweck, die Erscheinungen zu erklären, als das im Text Gesagte durch Einzelnheiten zu ergänzen.

a) Die ausschliesslich durch das Wachsthum und die Assimilation verursachte langsame Wasserbewegung findet ihre einfachsten Beispiele bei den einzelligen oder aus Zellfäden oder aus Zellflächen bestehenden Pilzen und Algen, den keimenden Sporen und Pollenkörnern, da hier die wachsenden assimilirenden Zellen ihren Wasserbedarf unmittelbar aus der feuchten Umgebung aufnehmen. Dass dies durch die Imbibition der Zellhaut und des Protoplasma, sowie durch die Endosmose, d. h. die Anziehung der gelösten Stoffe innerhalb der Zelle zum Wasser vermittelt wird, ist gewiss, doch kann über die Modalitäten dieser Vorgänge im Einzelnen hinreichende Auskunft nicht gegeben werden. — Wie dagegen die Pflanzen, welche aus massiven Gewebekörpern bestehen, die jungen wachsenden Theile ihr Vegetationswasser den älteren ausgewachsenen entziehen, und wie diese dabei, wenn ihnen keine Zufuhr von aussen geleistet wird, sich entleeren, das tritt besonders dann deutlich hervor, wenn Knollen, Zwiebeln, abgehauene Baumstämme u. dgl. in gewöhnlicher, ziemlich trockener Luft liegend oder hängend ihre Knospen austreiben, wobei sie selbst durch Wasserverlust runzelig und endlich trocken werden[2].

b) Die Transpiration[3], d. h. die Verdunstung des Wassers aus Zellen und Gewebemassen wird durch äussere und durch innere Ursachen und Bedingungen hervorgerufen und verändert. — Von den äusseren Ursachen sind zunächst diejenigen zu beachten, welche die Dampfbildung an feuchten Oberflächen überhaupt bedingen; also die Temperatur der Luft und des transpirirenden Gewebes selbst, die relative Trockenheit der Luft; die Verdunstung wird im Allgemeinen um so ausgiebiger sein, je höher die Temperatur und je grösser die psychrometrische Differenz der umgebenden Luft ist, die für unseren Zweck als das unmittelbarste Maass der mehr oder minder grossen Tendenz zur Dampfbildung aus dem Wasser der Pflanze zu betrachten ist. Keinesfalls ist jedoch zu erwarten, dass die Verdampfung aus der Pflanze einer dieser Bedingungen schlechthin proportional sein werde. — Ob auch das Licht, d. h. die Strahlung als solche, abgesehen von der durch sie bewirkten Temperaturerhöhung, die Transpiration beeinflusst, ist noch immer fraglich[4]; die Spaltöffnungen der meisten Pflanzen öffnen sich im Licht stärker als im Finstern[5], d. h. es werden die Austrittsöffnungen für den im Innern des Gewebes entstandenen Wasserdampf vergrössert, was eine Beschleunigung der Dampfbildung daselbst zur Folge haben kann. Ob

1) Wenn Herr Dr. Müller in dem 2. Heft seiner botanischen Untersuchungen (Heidelberg 1872) sich das Ansehen giebt, als habe er dies wirklich geleistet, so werden es ihm höchstens solche, die in der Pflanzenphysiologie ganz unwissend sind, glauben. Man vergl. übrigens Hugo de Vries in den Arbeiten des botan. Instituts. III. Heft, p. 298 (1873).

2) Specielleres bei Nägeli: Berichte der königl. Bayer. Akad. »Botan. Mittheilungen«. II, p. 40.

3) Vergl. Sachs: Exper. Physiol. 1865, p. 221. — Müller in Jahrbücher für wissensch. Bot. VII, 1868. — Baranetzky: Botan. Zeitg. 1872, No. 5—7.

4) Dehérain's neuere Versuche entscheiden die Frage nicht (Ann. des sciences nat. 1869, T. XII, p. 1).

5) Mohl: Bot. Zeitg. 1856, p. 697.

aber das Licht auf die Spaltöffnungen als solches oder als erwärmende oder chemische Ursache einwirkt, ist nicht entschieden.

Von den in der Organisation der Pflanze selbst liegenden Bedingungen der Transpirationsgrösse sind zu beachten: die Natur des Hautgewebes, die Grosse und Zahl der Intercellularräume und die Natur der in den Zellsäften gelösten Stoffe. — Ist das Hautgewebe eine geschlossene, hinreichend dicke Peridermlage, wie bei vielen verholzten Zweigen, der Kartoffelknolle u. s. w., oder gar eine dicke Borkeschicht, wie bei älteren Baumstämmen, so wird durch diese trockenen Umhüllungen die Verdunstung des Wassers aus den darunter liegenden saftigen Geweben auf das Aeusserste erschwert; weniger wirksam ist die cuticularisirte Aussenwand der Epidermis an Blättern und jungen Internodien; ist sie sehr dünn, wie an vielen rasch wachsenden Blättern, zumal von Wasserpflanzen oder gar unmerklich, wie an den Wurzeln, so vertrocknen diese in gewöhnlicher Luft sehr schnell; im Gegensatz dazu ist die Verdunstung an immer grünen festen Blättern, an Cactusstämmen u. dgl. sehr gering, weil sie von einer dicken Cuticulardecke überzogen sind. Man darf annehmen, dass die Transpiration der mit dicker Cuticula versehenen Organe vorwiegend durch die Spaltöffnungen stattfindet, also von deren mehr oder minder grossen Zahl und Weite abhängt, insofern die Dampfbildung in diesem Falle nicht, oder nur in unmerklichem Grade, an der Oberfläche des Organs, sondern im Innern desselben stattfindet, nämlich an den Stellen, wo die Parenchymzellen die Intercellularräume begrenzen. Diese letzteren darf man sich wohl immer als wenigstens nahezu mit Wasserdampf gesättigt denken, dieser aber wird bei jeder Steigerung seiner Spannung, oder bei Abnahme der Dampfspannung ausserhalb, durch die Spaltöffnungen entweichen und so zur Bildung neuen Dampfes im Inneren Gelegenheit geben. Die Dampfbildung in den Intercellularräumen wird übrigens um so ausgiebiger sein, je grösser diese selbst, je umfangreicher die sie begrenzenden Zellwandflächen sind. Dies und die meist grössere Zahl der Spaltöffnungen auf der Unterseite der Blätter bedingt offenbar, dass hier die Verdunstung gewöhnlich ausgiebiger ist als auf der Oberseite. — Da das Wasser aus Lösungen schwieriger verdunstet als aus reinem Wasser, und desto schwieriger, je concentrirter die Lösung und je schleimiger sie ist, so kann unter Umständen auch dieses Moment für die Transpiration des Wassers aus Pflanzensaft in Betracht kommen; doch ist nicht zu übersehen, dass die Dampfbildung im Gewebe nur an den Zellhautobertlächen stattfindet, die ihrerseits das Wasser durch Imbibition aus dem Zellsaft entnehmen.

Die in Betracht gezogenen Umstände, welche die Transpiration bestimmen, werden nun in den mannigfaltigsten Combinationen zur Geltung kommen und nicht nur bewirken, dass verschiedene Pflanzen sehr verschiedene Transpirationsgrössen zeigen, sondern auch dass die Dampfbildung bei derselben Pflanze zu verschiedenen Zeiten eine sehr verschiedene ist. Ein bestimmtes Maass für die Gesammtgrösse der Transpiration, d. h. für den Wasserbedarf einer Pflanze während ihrer Vegetationsperiode lässt sich daher nicht angeben, wenn auch immerhin gewisse sehr variable Grenzen für jede Species in dieser Beziehung vorhanden sein mögen. Zwei Pflanzen derselben Art können, wie der Augenschein zeigt, gedeihen, wenn die eine in feuchtem Boden und trockener Luft, die andere in trockenem Boden und feuchter Luft vegetirt; wobei jene viel, diese wenig Wasser verbraucht. — Im Allgemeinen wirken die angegebenen Bedingungen der Transpiration periodisch, nach Maassgabe der meteorologischen Unterschiede von Tag und Nacht; für gewöhnlich sind Temperatur, Luftfeuchtigkeit und Licht am Tage der Transpiration günstig, in der Nacht ungünstig; unter Umständen kann sich das Verhältniss aber auch umkehren.

c) W a s s e r s t r ö m u n g i m H o l z. Diejenigen Zellen, welche das Wasser an der Oberfläche der Organe oder an den Umgrenzungen der Intercellularräume unmittelbar durch Dampfbildung verlieren, würden nun sehr bald collabesciren und vertrocknen, wenn sie nicht in der Lage wären, ihren Verlust wieder zu ersetzen. Dies kann nur durch Zufluss aus den benachbarten Gewebezellen geschehen, die selbst nicht verdunsten; indem aber diese von jenen in Mitleidenschaft gezogen werden, müssen auch sie ihren Verlust aus ent-

ferneren Gewebeschichten decken und diese endlich aus solchen, die mit den zuleitenden Organen, den Holzbündeln, in Verbindung stehen, welche das Wasser aus den Wurzeln zuführen. Es drängt sich schon hier die Frage auf, ob diese Wasserbewegung innerhalb des saftigen Gewebes (im Parenchym der Blätter) durch Endosmose von Zelle zu Zelle vermittelt wird, oder ob nicht etwa die Bewegung wenigstens vorzugsweise an und in den Zellwänden stattfindet, so dass diese zwischen den Holzbündeln und den Verdunstungsflächen die Strombahnen darstellen, wobei die Zellinhalte nur nebenbei in Mitleidenschaft gezogen würden.

Die Hauptbeweise für den Satz, dass die durch die Transpiration veranlasste rasche Wasserströmung in den Wurzeln, dem Stamm und den Zweigen, nur im Holz, d. h. im verholzten Xylem stattfindet, sind bereits oben im Texte angegeben worden. In mehr augenfälliger Weise lässt sich die Thatsache dadurch demonstriren, dass man einen abgeschnittenen Stamm oder Zweig mit der unteren Schnittfläche in eine farbige Lösung stellt[1], während die Blätter transpiriren; durchschneidet man nach einigen Stunden oder je nach Umständen nach längerer Zeit, den Stamm oder Zweig in verschiedenen Höhen, so erkennt man an der Färbung des Holzes, wie hoch die aufgesogene Lösung in diesem bereits gestiegen ist, und zugleich zeigt sich, dass die Färbung nur im Holzkörper sich geltend macht, nicht in der Rinde und im Mark. Verwendet man zu diesem Experiment Zweige mit rein weissen Blüthen, z. B. eine weissblühende Iris oder Deutzia, und lässt man eine dunkele wässerige Anilinlösung aufsaugen, so findet man nach 10—15 Stunden die weisse Blumenkrone mit dunkelblauen Adern durchzogen, die den feinen Holzbündeln der Nervatur entsprechen; das zierliche Präparat geht jedoch bald zu Grunde, indem später der giftige Farbstoff die benachbarten Parenchymschichten tödtet und die Zwischenräume zwischen den Adern diffus blau färbt, wobei die Corolle erschlafft[2].

Der verschiedenen Transpirationsgrösse bei verschiedenen äusseren Umständen muss auch eine verschiedene Strömungsgeschwindigkeit des Wassers im Holz entsprechen; bei Regenwetter, wo die Verdunstung an den Blättern Null oder doch sehr gering ist, wird auch die Bewegung des Wassers im Stamm sehr langsam sein, steigt bei darauf folgendem Sonnenschein und Wind die Transpiration, so wird auch die Wasserströmung in den Holzbündeln beschleunigt. Unter der Voraussetzung, dass sich das Wasser im Holzkörper nur innerhalb der Substanz der Holzzellwände, nicht im Lumen derselben, bewege, habe ich die Geschwindigkeit der aufsteigenden Wassertheilchen in einem stark transpirirenden Silberpappelzweige berechnet und eine Steighöhe von 23 Ctm. pr. Stunde erhalten. M'Nal liess transpirirende Zweige von Prunus Laurocerasus[3]) eine Lösung von Lithium-Citrat aufnehmen, welches dann in den Internodien spectroskopisch nachgewiesen wurde, und fand, dass dasselbe in einer Stunde sogar 42—46 Ctm. emporstieg. Beide Berechnungsmethoden sind aber nicht genau und geben wahrscheinlich zu kleine Werthe.

Die Wasserströmung im Holzkörper, welche den Transpirationsverlust der Blätter ersetzt, wird nicht durch Diosmose bewirkt, da die Hohlräume der leitenden Holzzellen gerade zur Zeit der stärksten Transpiration, also auch der raschesten Wasserströmung im Holz, nicht Säfte, sondern Luft enthalten, oder doch höchstens zum Theil mit Saft erfüllt sind. Sollte die Hebung des Wassers im Holz durch Endosmose von Zelle zu Zelle erfolgen, so müssten die Zellen selbst geschlossene Häute besitzen und mit Saft erfüllt sein, dessen Con-

---

1) Ich kann bei dieser Gelegenheit nicht die Bemerkung unterdrücken, dass ich noch jetzt und in höherem Grade die schon früher geäusserten Zweifel darüber hege, ob überhaupt auf diese Weise nicht eine rein pathologische Erscheinung hervorgerufen wird.

2) Derartige Experimente wurden schon von la Baisse 1733 (recueil des dissertations qui ont emporté le prise etc. de Bordeaux VI 1733) und von Reichel 1758 gemacht (de vasis plant. spiralibus. Leipzig 1758).

3) M'Nal in transactions of the botanic. society. Edinburgh 1871. Vol. XI; daselbst ist der Werth in Zollen und pro halbe Stunde angegeben.

centration von unten nach oben im Holz stetig zunimmt; nun sind aber die leitenden Zellen nicht geschlossen, sondern zum Theil oder sämmtlich (wie bei den Coniferen durch offene gehöfte Tüpfel unter einander in offener Communication. Im Frühjahr, vor dem Eintritt starker Transpiration, also zur Zeit relativer Ruhe des Wassers im Holz, enthalten zwar die Holzzellen auch Saft, welcher aus ihren communicirenden Hohlräumen durch gemachte Bohrlöcher massenhaft abfliesst (Birke, Ahorn u. a.), allein dieser aus Bohrlöchern ausfliessende Saft zeigt nicht eine von unten nach oben zunehmende Concentration, wie die Analysen ergeben[1]. Auch die Thatsache, dass abgeschnittene, belaubte Sprosse, mit dem oberen Ende in Wasser gestellt, eingepflanzt und bewurzelt, Wasser emporleiten[2], also in der der gewöhnlichen entgegengesetzten Richtung im Spross, beweist, dass nicht die auf einer bestimmten Vertheilung der Saftconcentration beruhende Endosmose das Vehikel der Wasserströmung sein kann. Da die Gefässe und die Holzzellen vermöge ihrer offenen Tüpfel enge communicirende Hohlräume darstellen, die sich in ihrem Verlaufe bald erweitern, bald verengern, so könnte man sich den Holzkörper nach dem Schema eines Bündels enger, mit Erweiterungen und Verengerungen versehener Glasröhren vorstellen, in denen das Wasser durch Capillarität emporsteigt, indem es sie zugleich erfüllt; allein wie wenig wirksam eine derartige Einrichtung wäre, folgt schon aus der Weite der Capillaren, die viel zu gross ist, um das Wasser auf 100 oder mehr Fuss Höhe zu heben. Ausserdem ist aber auch hier nochmals darauf hinzuweisen, dass das Holz zur Zeit der stärksten Wasserströmung im Sommer in seinen Hohlräumen vorwiegend Luft und nicht Wasser führt.

Da nun, nach dem Gesagten, die Wasserströmung im Holzkörper nicht in mit Wasser erfüllten Hohlräumen stattfindet, so bleiben nur zwei Annahmen übrig, nämlich 1) die, dass das Wasser in der Substanz der verholzten Zellwände (das Durchtränkungswasser derselben) bei der transpirirenden Pflanze in Bewegung begriffen ist; oder 2) dass eine sehr dünne Wasserschicht, welche die Innenflächen der Holzzellen und Gefässe überzieht, die Bewegung vermittelt[3]. In beiden Fällen hätte man sich die Sache so vorzustellen, dass durch die transpirirenden Gewebe in den Blättern die oberen Holztheile wasserärmer werden und dadurch in den Stand gesetzt sind, aus tiefer und tiefer liegenden Theilen das Wasser anzuziehen; in den Wurzeln sind die Holzbündel von saftigem Parenchym umgeben, welchem sie das Wasser entziehen, und die ihrerseits solches aus dem Boden durch Endosmose aufnehmen; es liesse sich jedoch auch denken, dass die beiden angedeuteten Bewegungsformen an oder in den Zellwänden (ohne Betheiligung der Inhalte) sich bis an die Oberfläche des Wurzelparenchyms fortsetzen, wo nun das im Boden enthaltene Wasser aufgesogen wird. — Die Frage, ob denn die Anziehungskräfte der Zellwände zum Wasser, sei es dass dieses sich in ihrer Substanz, oder nur an ihrer Oberfläche bewegt, hinreichend gross sind, um das Gewicht des Wassers auch bei Höhen von 100, selbst 300 und mehr Fuss, welche manche Bäume erreichen, zu überwinden, kann unbedenklich bejaht werden, da es sich hier um Molecurkräfte handelt, denen gegenüber die Wirkung der Schwere geradezu verschwindet. Eine andere Frage ist es aber, ob die Geschwindigkeit und Ausgiebigkeit derartiger Molecularbewegungen des Wassers ausreicht, den grossen Bedarf der Blattkrone eines Baumes, der an einem heissen Tage nach Hunderten von Pfunden zählt, zu decken[4].

Die Annahme endlich, als ob das Wasser durch den Wurzeldruck in dem Stamm bis zu den Blättern hinaufgepresst würde, fällt weg, da dies nur in den Hohlräumen des Hol-

---

1) Die älteren Angaben Unger's sind in meiner Experimentalphysiol. erwähnt, andere finden sich bei Schröder, Jahrb. f. wiss. Bot. VII, p. 266 ff.

2) Allerdings ist aber die Leitung in umgekehrter Richtung, wie Baranetzky im Würzburger Laboratorium fand, nicht so ausgiebig, als die in gewohnter Richtung, was jedoch mit Organisationsverhältnissen anderer Art zusammenhängen kann.

3) Diese Annahme lässt sich aus den Entdeckungen Quincke's über Capillarität ableiten und ist mir von ihm selbst in diesem Sinne mitgetheilt worden.

4) Man vergl. Nägeli und Schwendener: Das Mikroskop II, p. 364 ff.

zes stattfinden könnte, die gerade bei stark transpirirenden Pflanzen leer sind; für höhere Bäume wäre auch der Druck nicht gross genug, und wenn ich früher annahm, dass er wenigstens bei Stauden und einjährigen Pflanzen ausgiebig mitwirken könne, so nehme ich dies nach meinen 1870 gemachten Beobachtungen zurück, da diese zeigen, dass der Wurzelstock solcher Pflanzen (Helianthus, Kürbis u. v. a.) während sie stark transpiriren, selbst unter negativem Druck steht, d. h. nicht Wasser hinaufpresst, sondern an der so eben gemachten Schnittfläche über der Erde Wasser begierig einsaugt (vergl. weiter unten).

Das Ungenügende aller bisher gemachten Versuche, die durch Verdunstung angeregte Wasserbewegung im Holz zu erklären, tritt besonders bei Beachtung der Thatsache hervor, dass das Holz nur bei einem bestimmten, nicht näher ermittelten, inneren Zustande befähigt ist, das Wasser so rasch und mit solcher Kraft emporzuleiten, als es die Verdunstung an den Blättern erfordert. Verholzte, aber lufttrocken gewordene Zweige, mit einer unteren Schnittfläche in Wasser gestellt, sind nicht einmal im Stande soviel Wasser emporzuleiten, als zu der Verdunstung der oberen Schnittfläche nöthig ist; derselbe Zweig im frischen Zustand leitet das Wasser rasch genug, um die viel beträchtlichere Verdunstung zahlreicher Blätter zu ersetzen. Durch das blosse Austrocknen wird also im Holz eine Veränderung bewirkt, die ihm die Fähigkeit der raschen Wasserleitung raubt. Auch die natürliche Veränderung des Holzes, vermöge deren es bei zunehmendem Alter in sog. Kernholz umgewandelt wird, wobei die Zellwände härter werden und sich tiefer färben, raubt ihm die ausgiebige Leitungsfähigkeit für Wasser; wenn man einem Baume nicht nur die Rinde, sondern auch den Splint (das hellgefärbte jüngere Holz am Umfang) an einer Zone ringsum wegnimmt, vertrocknet (nach den Angaben verschiedener Schriftsteller) die Krone des Baumes, weil die Wasserzufuhr durch das Kernholz zu langsam geschieht.

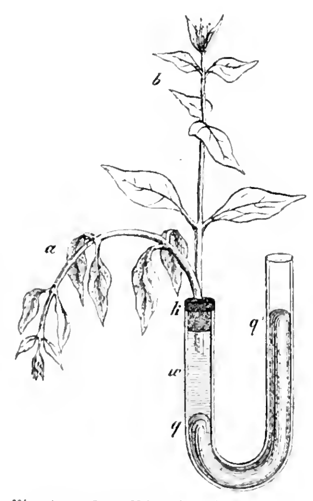



Fig. 468. Das Uförmige Glasrohr wird zuerst mit Wasser gefüllt, sodann der durchbohrte Kautschukpfropf $k$, in welchem der Stengel der Pflanze eingedichtet ist, aufgesetzt; der Spross welkt, wie bei $a$; wird nun in den anderen Schenkel Quecksilber gegossen, so dass es bei $q'$ etwa um 8—10 Ctm. über $q$ steht, so wird der Spross turgescent, wie bei $b$; er bleibt turgescent, auch wenn das Niveau $q$ später höher steht als $q'$.

Zu den merkwürdigsten hier zu beachtenden Erscheinungen gehört es, dass jüngere Gipfeltheile des Stammes grossblättriger Pflanzen die Leitungsfähigkeit für Wasser z. Th. verlieren, wenn sie in Luft abgeschnitten werden. Stellt man die abgeschnittenen belaubten Gipfel von Helianthus annuus, tuberosus, Aristolochia sipho u. s. w. mit dem Querschnitt in Wasser, so genügt die Saugung nicht, um die Verdunstung der Blätter zu decken, diese welken daher in kurzer oder längerer Zeit. Wie ich schon in der 2. Auflage des vorliegenden Buchs zeigte, kann man den welken Spross durch Einpressen von Wasser mit der durch Fig. 468 versinnlichten Einrichtung in kurzer Zeit turgescent machen. Erst später fand ich, dass der Spross auch dann turgescent bleibt, wenn der Druck auf Null sinkt und selbst dann, wenn durch die Saugung des Sprosses das Quecksilber in demselben Schenkel des Rohrs ($q$) emporgehoben wird, wenn also ein rückwirkender Zug an dem Querschnitt des Sprosses eingetreten ist. Dies zeigte, dass die Einpressung von Wasser nur anfangs nöthig ist, dass der turgescent gewordene Spross aber selbst kräftig genug saugt, um sogar eine Quecksilbersäule von mehreren Ctm. Höhe emporzuheben und dabei doch den Transpirationsverlust an den Blättern zu ersetzen. Soweit war die Erscheinung des Welkens abgeschnittener, in Wasser gestellter Sprosse bekannt, als Dr. Hugo de Vries im Würzburger Institut die weitere Untersuchung aufnahm, deren Resultat ich hier folgen lasse:

»Werden kräftig wachsende Sprosse grossblättriger Pflanzen an ihren unteren schon

ganz verholzten Theilen abgeschnitten und mit der Schnittfläche in Wasser gesetzt, so bleiben sie längere Zeit vollkommen frisch; werden sie aber an ihren jüngeren Stammtheilen in der Luft durchschnitten und ebenso in Wasser gestellt, so fangen sie bald an zu welken und zwar um so rascher und stärker, je jünger und je weniger verholzt die Stelle ist, wo der Schnitt gemacht wurde. Man kann diesem Welken leicht dadurch vorbeugen, dass man den Schnitt nicht in der Luft, sondern unter Wasser herstellt und dafür sorgt, dass die Schnittfläche nicht mit der Luft in Berührung kommt, es darf also die Wasserleitung im Stamme nicht unterbrochen werden. Wenn man dafür sorgt, dass während des Abschneidens in der Luft die Blätter und oberen Stengeltheile nur äusserst wenig Wasser (durch Verdunstung) verbrauchen, so fängt das Welken, nachdem die Schnittfläche in Wasser gesetzt wurde, und die Blätter wieder transpiriren, erst ziemlich spät an und nimmt nur langsam zu.

Es geht aus diesen Versuchen hervor, dass die Unterbrechung der Wasserzufuhr von unten die Ursache des Welkens ist; und zwar nicht nur deshalb, weil die Zuleitung des Wassers auf kurze Zeit aufhört, sondern hauptsächlich auch deshalb, weil die Leitungsfähigkeit für Wasser im Stamm durch den Wasserverlust über der Schnittfläche verringert wird und durch die einfache Berührung der Schnittfläche mit Wasser nicht wieder auf das normale Maass zurückgeführt werden kann.

Wenn die Berührung der Schnittfläche mit der Luft nicht zu lange dauert, tritt diese Verminderung der Leitungsfähigkeit nur in einer kurzen Strecke des Stengels oberhalb des Schnittes ein. Bei Sprossgipfeln, welche, nach dem Abschneiden in Wasser gestellt, zu welken angefangen haben, braucht man nur ein hinreichend langes Stück über dem Schnitt durch einen neuen, jetzt aber unter Wasser geführten, Schnitt zu entfernen, um den Sprossgipfel bald wieder turgescent werden zu sehen. Bei Sprossgipfeln von 20 und mehr Ctm. Länge, welche in dieser Entfernung von der Spitze noch nicht verholzt waren, genügte meistens die Entfernung einer 6 Ctm. langen Strecke, um die welken Sprosse wieder turgescent zu machen (z. B. bei Helianthus tuberosus, Sambucus nigra, Xanthium echinatum u. v. a.). Dieser Versuch beweist unzweideutig, dass die Veränderung, welches auch ihre Natur sein möge, nur in dieser relativ kurzen Strecke über dem Schnitt stattfindet. Dass es eine Verminderung der Leitungsfähigkeit für Wasser ist, zeigte folgender Versuch: Wenn man bei in der Luft abgeschnittenen und in Wasser gestellten Sprossgipfeln von Helianthus tuberosus, nachdem ihre Blätter sämmtlich zu welken angefangen haben, die untersten grössten Blätter in genügender Zahl entfernt, so beginnen die noch übrigen Blätter und die Endknospe nach einiger Zeit wieder zu turgesciren, auch ohne Erneuerung der Schnittfläche; das für die Transpiration vieler Blätter nöthige Wasser kann also nach dem Abschneiden in Luft nicht mehr durch den Stengel hinaufgeleitet werden, wohl aber das für die Verdunstung einiger weniger Blätter nöthige.

Die Ursache der Erscheinung ist also eine Verminderung der Leitungsfähigkeit für Wasser in einer kurzen Strecke oberhalb der Schnittfläche des Stengels; dies wird offenbar durch den Wasserverlust der Zellen verursacht, den sie durch die Saugung der höher liegenden Theile erleiden ohne ihn sogleich wieder durch Aufnahme von unten her ersetzen zu können; alle Umstände, welche diesen Wasserverlust fördern, steigern auch die Veränderung der Leitungsfähigkeit und verursachen ein rascheres und stärkeres Welken des in Wasser gesetzten Sprosses. Man muss daher annehmen, dass die Leitungsfähigkeit der Zellen von ihrem Wassergehalt abhängt. Die Wahrscheinlichkeit dieser Annahme wird noch dadurch erhöht, dass durch künstliche Steigerung des Wassergehaltes dieser Strecke auch ihre Leitungsfähigkeit wieder erhöht werden kann, wie die Einpressung des Wassers von unten her beweist. Taucht man die veränderte Strecke in Wasser von 35—40° C., so erheben sich die welken Sprosse bald und bleiben dann auch, in Wasser von 20° gestellt, tagelang frisch (Sambucus nigra) oder welken doch viel langsamer (Helianthus tuberosus).«

d) Capillar festgehaltenes Wasser im Holz. Wenn die Capillarität der Hohlräume im Holz für die Wasserströmung als unmittelbar unwirksam betrachtet werden muss,

so kommt sie doch für andere, mit der Wasserbewegung mittelbar zusammenhängende Verhältnisse in Betracht. Im Winter und bei anhaltend nassem Wetter im Sommer findet sich nämlich auch in den Hohlräumen des Holzes viel Wasser neben Luftblasen, welche die weiteren Räume einnehmen. Wie dieses Wasser in die höheren Theile der Bäume gelangt, ist noch unbekannt, möglich dass es durch Thaubildung bei schwankender Temperatur geschieht; festgehalten wird es aber zum grossen Theil durch Capillarität: zwar fliesst ein Theil des Wassers aus Bohrlöchern, welche nicht allzuhoch am Stamme angebracht sind, in manchen Fällen (Birke, Ahorn, Weinstock) aus; es ist anzunehmen, dass dieses ausfliessende Wasser durch den sogleich noch zu betrachtenden Wurzeldruck emporgetrieben worden ist; wie weit dieser hinaufreicht, ist noch nicht ermittelt. — Das nicht ausfliessende Wasser der Hohlräume bei mangelnder Transpiration wird offenbar durch Capillarität festgehalten, wobei die Luftblasen in den Zellräumen mitwirken; denn Montgolfier und Jamin haben gezeigt, dass in capillaren Räumen, welche Wasser und Luftblasen enthalten, das Wasser in hohem Grade unbeweglich ist. Zugleich aber erklärt sich aus dieser Anordnung auch die erwähnte Erscheinung, dass bei kaltem Wetter abgeschnittene Holztheile erwärmt, Wasser ausfliesen lassen, weil die Luftblasen sich ausdehnen und das Wasser hinausdrängen; nachfolgende Abkühlung bewirkt dagegen Einsaugung von Wasser an den Schnittflächen, weil die sich contrahirenden Luftblasen eine durch den äusseren Luftdruck unterstützte Saugung bewirken.

e) Der Auftrieb des Wassers aus der Wurzel in den Stamm[1]). Das Wichtigste über die Erscheinung selbst wurde schon im Text kurz erwähnt; sie ist im Freien an Pflanzen der verschiedensten Art zu beobachten, wenn diese nur kräftige Wurzelsysteme und ausgebildetes Holz besitzen, so z. B. bei der Birke, dem Ahorn, dem Weinstock, unter einjährigen Pflanzen bei der Sonnenrose, der Dahlia, dem Ricinus, dem Tabak, Kürbis, Mais, Nessel u. a. Um die Erscheinung genau studiren zu können, ist es zweckmässig, die betreffenden Pflanzen lange vorher in grossen Blumentöpfen zu cultiviren, bis sie ein mächtiges Wurzelsystem entwickelt haben. Auch in Wasser cultivirte Landpflanzen, z. B. Mais, durch Nährstoffzusätze künstlich ernährt, sind für die Untersuchung sehr geeignet. — Schneidet man den Stamm einer solchen Pflanze 5—6 Ctm. über der Erde quer und glatt weg, setzt man mittels eines Kautschuckrohrs ein Glasrohr auf den Stumpf, so beobachtet man Folgendes: Hatte die Pflanze vor dem Abschneiden Gelegenheit stark zu transpiriren, so bleibt die Schnittfläche am Wurzelstumpf anfangs ganz trocken, giesst man in das Glasrohr Wasser, so wird dieses sogar aufgesogen[2]); offenbar ist der Holzkörper des Wurzelstumpfs durch die Transpiration vor der Operation erschöpft worden, er ist wasserarm, nicht nur seine Hohlräume sind leer, sondern vielleicht auch die Holzwände nicht gesättigt. Nach einigen oder mehreren Stunden jedoch beginnt die Ausscheidung des Wassers im Querschnitt, es steigt im Rohr höher und höher, und die Ausscheidung dauert bei geeigneter Behandlung der Pflanze 6—10 Tage fort, indem sie in den ersten Tagen immer ausgiebiger wird, ein Maximum erreicht und endlich nachlässt, bis sie mit dem Verderben des Wurzelstockes aufhört. Wird der Querschnitt während der Zeit des Wasserausflusses mit Fliesspapier wiederholt abgetrocknet, so sieht man deutlich, dass das Wasser nur aus dem Holzkörper, bei Monocotylen aus den Xylembündeln der einzelnen Stränge hervorquillt, und dass es vorwiegend aus den Oeffnungen der grösseren Gefässe kommt. Dass das ausgeflossene Wasser vorher durch die Wurzeln aus dem Boden aufgenommen wird und nicht etwa blos aus dem Vorrath des Wurzelstockes, geht ohne Weiteres daraus hervor, dass die am Querschnitt austretenden Volumina nach einigen Tagen grösser sind als das ganze Volumen des Wurzelstockes. Das ausfliessende Wasser enthält unter den hier genannten

1) Vergl. besonders Hofmeister: »Ueber Spannung, Ausflussmenge und Ausflussgeschwindigkeit von Säften lebender Pflanzen.« Flora 1862, p. 97.

2) Diese Thatsache reicht hin zu beweisen, dass der Wurzeldruck zur Zeit starker Transpiration für die Aufwärtsleitung des Wassers bedeutungslos ist.

Bedingungen nur Spuren von organischen Stoffen gelöst, dagegen lassen sich leicht Mineralbestandtheile, zumal Kalk, Schwefelsäure, Phosphorsäure, Chlor u. a. nachweisen, Stoffe, welche die Pflanze aus dem Boden aufnimmt. Das im Frühjahr aus Bäumen, wie Birken und Ahorn, aus Bohrlöchern ausfliessende Wasser enthält aber auch beträchtliche Mengen von Zucker und Eiweissstoffen, da es in den Hohlräumen des Holzes längere Zeit stagnirend dort Gelegenheit findet, diese Stoffe aus den geschlossenen, lebendigen Zellen des Holzes und des umliegenden Parenchyms aufzunehmen, was bei dem raschen Ausfluss aus kleineren Wurzelstöcken rasch wachsender Pflanzen im Sommer nicht oder nur in geringem Grade zu erwarten ist.

Um die Ausflussmengen zu bestimmen, kann man als Ansatzrohr eine engere Bürette benutzen, wo sich bei einigermaassen kräftiger Ausscheidung die Volumina stündlich in Cubikcentimetern ablesen lassen; jedoch ändert sich dabei der auf der Schnittfläche lastende Wasserdruck. Um dies zu vermeiden, setzt man auf den Stumpf ein Rohr von der Form wie in Fig. 467 *R*, an welches man statt des Manometers ein dünnes Röhrchen befestigt, dessen freies Ende abwärts gebogen ist und in eine graduirte Bürette reicht; sind die Glasaufsätze gleich anfangs mit Wasser gefüllt, so tropft nun soviel in die Bürette, als am Querschnitt ausgeschieden wird, und der Druck bleibt dabei constant. Bei diesem Verfahren sieht man, dass die Ausflussmenge von Tag zu Tag, von Tageszeit zu Tageszeit, selbst von Stunde zu Stunde schwankt; die causalen Beziehungen dieser Schwankungen des Ausflusses, die wohl auf der Thätigkeit der Wurzeln beruhen, sind jedoch noch nicht bekannt; ja es scheint sogar, als ob hier eine von Temperatur und Feuchtigkeit des Bodens unabhängige Periodicität sich geltend machte [1]).

Die Messung des Druckes, unter welchem der Ausfluss an der Schnittfläche noch möglich ist, kann durch den Apparat Fig. 467 stattfinden, wo die Niveaudifferenz des Quecksilbers $q'-q$ diesen Druck angiebt. Allein auf diese Weise wird nur der Druck gemessen, den das ausfliessende Wasser noch am Querschnitt zu überwinden vermag; aber offenbar hat es schon vorher im Innern des Wurzelstockes andere Widerstände überwunden, deren Grösse unbekannt ist. In dieser Beziehung war mir von Interesse zu wissen, wie gross die Differenz des Ausflusses ist, wenn von zwei gleichen Wurzelstöcken der eine am Querschnitt gar keinen Druck, der andere einen beträchtlichen, aber constanten Druck zu überwinden hat. Bedeutet (in Fig. 469) *a* den abgeschnittenen Stamm einer im Topf erwachsenen Sonnenrose oder dergl., *c*, *d*, *e* das Ansatzrohr, welches mittels des Kautschukrohres *b* aufgesetzt ist, und *f* ein abwärts gebogenes Glasrohr, welches zunächst (nicht wie in der Fig.) mit seinem freien Ende über den Topfrand hinausragend in eine Bürette reicht, indem die Oeffnung von *f* genau im Niveau des Stammquerschnittes liegt, so hat man nach Füllung des

1) Ausführliche Untersuchungen darüber wurden im Sommer 1872 von Baranetzky in meinem Laboratorium gemacht. Er bediente sich dabei des weiter unten § 18 abgebildeten »schreibenden Auxanometers«, indem er den vom Wurzelstock ausgeschiedenen Saft in den einen Schenkel eines hohen, engen Uförmigen Rohres einfliessen liess, in dessen anderem Schenkel ein Schwimmer dazu diente, einen Zeiger in Bewegung zu setzen, der die durch den Ausfluss bewirkten Niveauänderungen im URohr auf das berusste Papier am rotirenden Cylinder aufzeichnete. Dieses Verfahren giebt, soweit es sich um die ausfliessenden Saftmengen handelt, sehr genaue Resultate. — Stärkere Temperaturschwankungen (bis 10° C. in 24 Stunden) ändern den Ausfluss derart, dass jeder Erwärmung eine Vermehrung, jeder Abkühlung eine Verminderung des Ausflusses entspricht. Bei sehr geringen Temperaturschwankungen dagegen macht sich eine von diesen unabhängige tägliche Periode bemerklich, indem täglich ein Maximum und ein Minimum eintritt; die Lage dieser beiden soll nach Baranetzky von der Beleuchtungsperiode abhängen, welcher die Pflanze längere Zeit hindurch vor dem Versuch unterlag; von der Richtigkeit dieser Folgerung habe ich mich bei den Versuchen Baranetzky's jedoch nicht überzeugen können; obgleich ich die Möglichkeit nicht in Abrede stellen will, würde ich ein definitives Urtheil doch erst von weiteren Untersuchungen abhängig machen (vergl. Baranetzky: Bot. Zeitg. 1873, No. 5).

Rohrs *c, d, e, f* mit Wasser den Apparat für Beobachtung des Ausflusses unter dem Druck Null am Querschnitt. Ein zweiter Wurzelstock, von einer genau gleichalten und gleichkräftigen Pflanze in gleichgrossem Topf, wird mit dem Apparat wie in Fig. 469 versehen, wo das Ausflussrohr *f* durch den gut befestigten Kork *g* in das Gefäss *h* reicht. Dieses enthält oben Wasser, unten Quecksilber; ein Rohr *k* steigt von dem Kork *i* aus bis zu einer bestimmten Höhe und ist am freien Ende umgebogen, *o*, wo es in eine graduirte Röhre taucht. Ist der Apparat so hergerichtet, dass z. B. die Ausflussoffnung *o* um 46 Ctm. über dem Niveau *n* liegt, so druckt die Quecksilbersäule $on = 15$ Ctm. auf das Wasser *h* und mittels dessen auf den Querschnitt bei *b*. Tritt aus diesem Wasser aus, so wird dieses nach *h* gedruckt, und ein gleiches Volumen Quecksilber fliesst bei *o* aus; das ausgestossene Quecksilber sammelt sich in der graduirten Röhre, und sein Niveau gestattet von Stunde zu Stunde die Ablesung der am Querschnitt ausgetretenen Wassermengen; diese werden mit dem des anderen Apparats, wo kein Druck stattfindet, verglichen. — Bei längerer Beobachtungszeit sinkt das Niveau *n*, die Druckhöhe *on* steigt ein wenig; es ist jedoch leicht, dieselbe wieder auf die ursprüngliche Grösse zu bringen, indem man etwa alle 12 Stunden neues Quecksilber eingiesst.

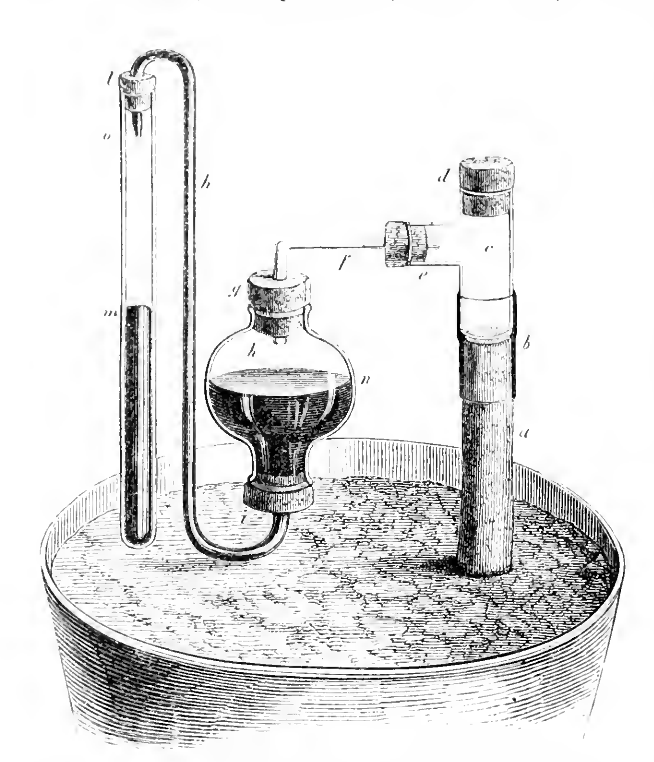



Fig. 469. Apparat zur Messung der Ausflüsse bei höherem und constantem Druck am Querschnitt. Der Kork bei *l* hat einen seitlichen Einschnitt, um bei dem Eintropfen des Quecksilbers die Luft herauszulassen.

In dieser Weise wurden von mir im Sommer 1870 zwei von sehr gleichen Samenrosen entwickelte Wurzelstöcke 5 Tage lang beobachtet[1]; es ergab sich, dass die Ausflussdifferenzen ziemlich gering waren, obgleich der Druck in dem einen Falle = 0, der im anderen = 17 Ctm. Quecksilber war; in den ersten 33 Stunden betrug nämlich der Ausfluss ohne Druck am Querschnitt 26,45 Cc., mit einem Druck von 17 Ctm. Quecksilber aber 20,9 Cc.; dabei hatte eine plötzliche Aenderung des Quecksilberdruckes um 1—2 Ctm. keine merkliche Veränderung der Ausflussgeschwindigkeit zur Folge.

Es handelt sich nun darum, eine Vorstellung davon zu gewinnen, wie dieser mächtige Auftrieb des Wassers im Holz des Wurzelstocks zu Stande kommt; wie geschieht es, dass das an den Wurzeloberflachen aufgesogene Wasser in die Hohlräume des Holzes nicht nur übertritt, sondern sogar mit einer Kraft in diese hineingepresst wird, dass es im Stande

1. Die ganze weitlaufige Beobachtungsreihe kann hier nicht aufgenommen werden.

ist, am Querschnitt noch so bedeutende Widerstände zu überwinden; denn es leuchtet ein, dass das oben ausquellende Wasser unten an den Wurzeloberflächen eingesogen worden ist; diese Saugung kann nur durch die endosmotische Wirkung der Parenchymzellen der Wurzelrinde vermittelt werden; nimmt man an, dass die endosmotische Kraft derselben sehr gross ist, so wird sich in ihnen eine grosse Turgescenz entwickeln, welche endlich dahin führt, dass ebensoviel Wasser durch die Zellwände hindurch nach den Hohlräumen des Holzes filtrirt, als von aussen her durch Endosmose aufgesogen wird; die endosmotisch überfüllten Parenchymzellen pressen das vermöge der Endosmose in sie eindringende Wasser in die Gefässe und zwar mit solcher Kraft, dass das oben aus den Gefässen ausquellende Wasser noch im Stande ist, einen bedeutenden Druck zu überwinden; selbstverständlich muss nach dieser Vorstellungsweise dieser am Querschnitt wirkende Druck nach den Gesetzen der Hydrostatik auch an der Innenseite der Gefässzellen, welche das Wasser aus den turgescirenden Parenchymzellen aufnehmen, herrschen; ausserdem hat aber das in sie eintretende Wasser den Filtrationswiderstand der Zellhäute zu überwinden. Diese Widerstände muss die Endosmose der Wurzelrindenzellen überwinden. Da wir die Grösse der endosmotischen Kraft nicht kennen, aber Grund zu der Annahme haben, dass dieselbe viel grösser ist, als directe Versuche (von Dutrochet) an thierischen Häuten ergaben, so wäre die hier vorgetragene Vorstellungsweise sehr einleuchtend; eine Schwierigkeit findet sich jedoch bei der Beantwortung der Frage, warum die turgescirenden Wurzelrindenzellen nur nach dem Holzkörper hin Wasser auspressen, nicht aber auch nach aussen hin. Hier könnte man sich jedoch mit der Annahme helfen, dass die Molecularstructur der Zellen auf der Aussenseite eine andere sei, dass sie in der Richtung von aussen nach innen geeigneter sind, endosmotisch zu wirken, in der Richtung gegen den Holzkörper hin aber geeigneter für die Filtration unter hohem endosmotischem Druck. Es ist jedoch zu beachten, dass diese Annahme zunächst nur eine Hypothese ist, um die Vorgänge in der Wurzel einigermaassen erklärlich zu finden. Die Ausscheidung von Wassertropfen an der oberen Zelle eines wenigzelligen Pilzes, des Pilobolus crystallinus (Mucorinee), an den in feuchter Luft wachsenden Wurzelhaaren von Marchantia u. dgl., zeigt übrigens, dass endosmotisch gespannte Zellen in der That Wasser an gewissen Stellen ausfiltriren können, und nicht anders kann man sich den Vorgang bei der Excretion des Nectars in den Blüthen denken; auch hier müssen offenbar die abscheidenden Zellen den Saft oder das Wasser mit grosser endosmotischer Kraft auf der einen Seite aufnehmen und es dann an der anderen Seite auspressen. Dass dabei nicht etwa ein Druck von der Wurzel her unmittelbar mitwirkt, beweist die Thatsache, dass diese oft sehr reichliche Wasserausscheidung, wie z. B. in der Blüthe von Fritillaria imperialis und in den Bechern von Nepenthes[1]) auch dann stattfindet, wenn man abgeschnittene Inflorescenzen der ersteren oder abgeschnittene Nepenthesblätter einfach in Wasser stellt; dadurch unterscheiden sich diese Saftabscheidungen von den Tropfenausscheidungen an Blättern vieler Pflanzen, die nur dann eintritt, wenn sie noch mit der Wurzel in Verbindung sind, und die offenbar eben durch die Triebkraft der Wurzel verursacht wird (Aroideen u. a.). Es kommt jedoch auch vor, dass an Querschnitten des Gewebes Wassertropfen ausgeschieden werden, während ein anderer Querschnitt des Organs das Wasser aufsaugt; so fand

---

1) Vergl. Wunschmann's Dissertation: »Ueber die Gattung Nepenthes« (Berlin 1872), wo nur mein Handbuch von 1865, nicht aber das oben Gesagte, aus der 3. Aufl. hier Aufgenommene, citirt ist. Ob es begründet ist, mit älteren Botanikern und Wunschmann einen wesentlichen Unterschied zwischen sogen. »Excretionen« und dem von Wurzelstöcken ausgeschiedenen Saft zu statuiren, sofern es sich dabei um die Mechanik der Ausscheidung handelt, scheint fraglich, sogar unwahrscheinlich, wie die oben genannten Facta andeuten. Diese weisen vielmehr darauf hin, dass ähnlich wie in der Wurzel auch in anderen Pflanzenorganen Druckkräfte zu Stande kommen, welche geeignet sind, Säfte aus dem Gewebe herauszudrücken; dass die Concentration der sogen. Excrete, wie der Nectar und der Saft der Nepentheskrüge viel grösser ist, als die des aus Wurzelstöcken ausgeschiedenen Saftes, ist eine Frage von secundärer Bedeutung.

ich es z. B. bei jungen Halmstücken verschiedener Gräser, die 6—10 Ctm. lang und unten abgeschnitten mit dem unteren Ende in feuchtem Sand steckten; das vordere freie Ende schied dann im dampfgesättigten finsteren Raume wiederholt und dauernd Wassertropfen aus. Hier wirkten offenbar die Parenchymzellen des unteren Schnittes wie Wurzelrindenzellen endosmotisch aufsaugend, und wahrscheinlich pressten sie das eingesogene Wasser in die Gefässe, aus denen es dann an den Schnittflächen austrat. (Vergl. die Anm. unter dem Text der vorigen Seite).

f) Das Zusammenwirken der Transpiration, Leitung und Aufnahme des Wassers durch die Wurzeln findet unter den gewöhnlichen und günstigen Vegetationsbedingungen in der Weise statt, dass durch die Wurzeln nahezu ebensoviel Wasser aufgenommen und durch das Holz hinaufgeleitet wird, als oben an den Blättern verdunstet; so lange dieses Verhältniss besteht, ist die Pflanze in allen Theilen turgescent und straff; und umgekehrt darf man aus der unveränderten Turgescenz und Straffheit der Blätter und Internodien schliessen, dass die Zuleitung des Wassers ungefähr ebenso ausgiebig ist als seine Verdunstung an den Blättern; daher kann man im Allgemeinen auch, unter diesen Verhältnissen, die Quantität des verdunsteten Wassers als das Maass der Saugung der Wurzel (oder an einem Querschnitt) und umgekehrt die beobachtete Saugung als das Maass der Verdunstung an den Blattern gelten lassen. Da jedoch die Gewebe im Stande sind mehr oder weniger zu turgesciren, ohne dass dieses unmittelbar bemerklich wird, so brauchen Transpiration und Saugung einander nicht gerade genau gleich zu sein; für die meisten Beobachtungen darf aber die etwaige kleine Differenz unbeachtet bleiben, so lange nicht wirklich bemerkbare Erschlaffung, d. h. Welken, verursacht durch Collabescenz der Zellen bei stärkerer Verdunstung und schwächerer Saugung, eintritt, oder so lange nicht im entgegengesetzten Fall Ausscheidung von Wassertropfen an Blättern eingewurzelter Pflanzen erfolgt. Nur wo es sich um längere Beobachtungszeiten bei noch wachsenden Pflanzen handelt, wird man auch die relativ kleinen Wassermengen zu berücksichtigen haben, die zur Volumenzunahme der wachsenden Organe nothig sind.

Ohne auf die verschiedenen Fälle näher einzugehen, welche hier möglich sind[1], soll nur darauf hingewiesen werden, dass das Welken die Folge davon ist, dass mehr Wasser verdunstet, als durch die Wurzeln oder durch einen Querschnitt des Sprosses aufgenommen wird; dies findet im Allgemeinen nur dann statt, wenn die Transpiration sehr beträchtlich, oder wenn der Boden sehr trocken ist, oder wenn bei abgeschnittenen Sprossen die Leitungsfahigkeit im Stengel gestört ist. Die im Text erwähnte Ausscheidung von Wassertropfen ist dagegen die Folge davon, dass die Blätter weniger Wasser verdunsten, als die Wurzeln aufnehmen und in die oberen Organe hinaufpressen; befestigt man in dem Kork *k* in Fig. 468 einen Kartoffelspross, ein Aroideenblatt, einen abgeschnittenen Maisstengel u. dgl., und lässt man bei schwacher Verdunstung einen Quecksilberdruck von 10—12 Ctm. längere Zeit wirken, so treten an denselben Stellen der Blattspitzen oder Ränder Wassertropfen aus, wo es sonst an bewurzelten Pflanzen am Abend und in der Nacht oder bei feuchtem Wetter geschieht; ebenso kann man die Tropfenausscheidung bei eingewurzelten Pflanzen verstärken oder hervorrufen, wenn man die Erde erwärmt und die Blätter mit einer Glasglocke bedeckt, um die Verdunstung zu hindern[2].

Fur die durch starke Transpiration bedingte Wasserströmung im Holz dürfte die Triebkraft der Wurzel, die sich an abgeschnittenen Stöcken und bei sehr geringer Verdunstung so auffallend geltend macht, kaum von erheblichem Nutzen sein; die schon erwähnte That-

1) Vergl. Rauwenhoff: Phytophysiologische Bijdragen in Verslagen en Mededeelingen der Koniglijke Akademii van Wetenschappen, Afdeeling Natuurkunde, 2de Reeks, Deel III, 1868, wo jedoch die hier unentbehrlichen thermometrischen Beobachtungen fehlen.

2) Die Tropfenausscheidung an Blatträndern bei Pflanzen, deren Wurzeln in feuchter, warmer Erde stehen, deren Belaubung sich in feuchter Luft befindet, ist eine sehr allgemeine Erscheinung, wie ich aus langjähriger Erfahrung weiss.

sache, dass stark transpirirende Pflanzen durch ihren entgipfelten Wurzelstock am Querschnitt anfangs Wasser einsaugen, statt solches auszustossen, zeigt, dass die Triebkraft der Wurzel nicht hinreichend rasch wirkt, um bei stark transpirirenden Pflanzen die Gefässe auch nur des Wurzelstockes vor völliger Entleerung zu schützen, d. h. die Kraft, die im Wurzelstock das Wasser emportreibt, ist zwar gross, wie wir gesehen, aber sie wirkt zu langsam, um bei rascher Verdunstung mit in Betracht zu kommen.

Zu demselben Schluss gelangt man, wenn man die Wassermassen vergleicht, welche in gleichen Zeiten von dem Wurzelstock einer Pflanze ausgeschieden, und die, welche von dem Gipfeltheil derselben am Querschnitt aufgesogen werden; die Saugung des Gipfels ist immer viel beträchtlicher als der Ausfluss aus dem Wurzelstock, auch dann, wenn jener durch sein Welken anzeigt, dass die Leitungsfähigkeit seines Holzes gestört ist, dass er weniger aufnimmt, als er im normalen Zustand aufnehmen würde. So betrug z. B. die Saugung des abgeschnittenen belaubten Gipfels einer Tabakspflanze in 5 Tagen 200 Cc., während der Wurzelstock nur 15,7 Cc ausschied; ebenso bei Cucurbita Pepo die Saugung (bei starkem Welken) 14 Cc. die Ausscheidung des Wurzelstockes nur 11,4 Cc.; von einer Sonnenrose sog der welkende Gipfeltheil in einigen Tagen 95 Cc. auf, während der Wurzelstock nur 52,9 Cc. ausschied; auch wenn man die Function in kürzeren Zeiten vergleicht, ist das Verhältniss gleichsinnig[1]).

Aus diesen Thatsachen folgt aber, dass abgesehen von den Zeiten, wo die Transpiration gering ist, oder wo sogar Wasser an den Blättern in Tropfen ausgeschieden wird, der Wurzeldruck an der unverletzten Pflanze überhaupt gar nicht existirt; dass er erst nach dem Aufhören der Verdunstung und Saugung, oder wenn diese sehr gering werden, zu Stande kommt. Die Erschöpfung des Wurzelstockes einer stark transpirirenden Pflanze (gleich nach dem Abschneiden) beweist vielmehr, dass eine bewurzelte Pflanze sich ganz ähnlich verhält wie ein abgeschnittener Spross; wie dieser das Wasser aus einem Behälter durch Saugung aufnimmt, so nimmt auch das durch Verdunstung wasserarm gewordene Holz des Wurzelstockes das Wasser aus den endosmotisch thätigen Wurzelrindenzellen durch Saugung auf, wobei es noch dahin gestellt bleibt, ob nicht vielleicht in solchen Fällen die Zellinhalte der Wurzelrindenzellen ganz ausser Betracht kommen, indem es denkbar ist, dass die durch Imbibition oder Flächenwirkung vermittelte Saugung der Zellhäute selbst bis an die Wurzeloberflächen reicht.

g) Die der Transpiration dienenden mit Cuticula überzogenen Theile der Landpflanzen scheinen nicht die Fähigkeit zu besitzen, das Wasser, von welchem sie benetzt werden, z. B. den Regen und Thau, der sich auf den Blättern niederschlägt, in erheblicher Menge einzusaugen. So lange die Gewebe und Blätter an der unverletzten bewurzelten Pflanze turgesciren und von unten her mit Wasser versorgt werden, ist ohnehin eine merkliche Aufnahme durch die Blattflächen selbst, wenn diese auch völlig benetzt sind[2]), nicht zu erwarten, da nicht abzusehen ist, wohin das Wasser in den ohnehin überfüllten Zellen kommen sollte[3]); aber auch, wenn die eingewurzelte Pflanze welkt, ist noch fraglich, ob die Erfrischung derselben durch Benetzung der Blätter darauf beruht, dass diese das Wasser aufnehmen, da ein Nachschub von unten her nicht ausgeschlossen ist; stark abgewelkte Sprosse, mit Ausschluss der Schnittfläche in Wasser getaucht, werden nicht oder nur sehr langsam turgescent, und auch hier bleiben Zweifel über die Aufnahme von Wasser durch die Blattoberflächen.

---

1) Ausführliches im III. Heft der Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg 1873, p. 288.

2) Ueber die Benetzbarkeit der Blätter und Stengel vergl. mein Handbuch der Exper. Physiol. 1865, p. 159; bei weiteren Untersuchungen darüber sind auch die p. 100 erwähnten Wachsüberzüge zu beachten.

3) Diese einfache Erwägung hat Duchartre bei seinen Versuchen (bulletin de la société botanique de France, 24 Février 1860) ausser Acht gelassen; auch sonst sind diese Versuche sehr mangelhaft.

Dem entsprechend fand auch Duchartre[1], dass eingewurzelte Pflanzen (Hortensia, Helianthus annuus), die wegen der Trockenheit der Erde im Topf am Abend welk geworden waren, sich nicht erholten, nicht turgescent wurden, als sie eine Nacht lang vom Thau reichlich benetzt wurden (die Töpfe, in denen die Wurzeln sich ausbreiteten, waren mit einer abschliessenden Hülle versehen). In dieser Beziehung verhalten sich selbst die epidendrischen Orchideen, Tillandsien u. a. ähnlich; auch sie nehmen weder Wasser noch Wasserdunst durch die Blätter, letzteren selbst nicht durch die Wurzeln in erheblicher Menge auf; das Wasser, welches sie zu ihrer Transpiration und ihrem Wachsthum bedürfen, muss ihnen in der Natur in Form von Regen oder Thau, welcher die Wurzelhüllen oder Wundflächen benetzt, zugeführt werden[2].

Wenn Landpflanzen an einem heissen Tage welken und am Abend wieder turgesciren, so ist das Folge der verminderten Transpiration bei zunehmender Kühle und Luftfeuchtigkeit am Abend unter fortdauernder Thätigkeit der Wurzeln, nicht aber Folge von Aufsaugung des Wasserdampfes oder des Thaues durch die Blätter. Ebenso erfrischt der Regen welke Pflanzen nicht dadurch, dass er in die Blätter eindringt, sondern dadurch, dass er ihre weitere Transpiration sistirt und den Wurzeln Wasser zuführt, das diese den Blättern zusenden. Ein einfaches Experiment wird auch den Anfänger in diesen Dingen leicht belehren; man schliesse den Topf, in welchem eine belaubte Pflanze erwachsen ist, in ein gläsernes oder metallenes Gefäss ein, das oben mit halbirten Deckeln versehen ist und so den Stengel umgreifend die Erde des Topfes abschliesst. Ist die Erde trocken, so welkt die Pflanze; deckt man nun eine Glasglocke darüber, so wird sie wieder turgescent, um nach der Wegnahme der Glocke abermals zu welken. Dies zeigt, dass das Welken von gesteigerter, das Turgesciren von verminderter Verdunstung der Blätter herrührt, während die Wurzeln nur sehr wenig Wasser in die Pflanze einführen. Lässt man abgeschnittene Sprosse abwelken und hängt sie sodann in einer mit Wasserdampf nahezu gesättigten Luft auf, so werden die Blätter und jüngeren Internodien wieder frisch, obgleich das Ganze durch Verdunstung noch leichter wird; die Erscheinung beruht darauf, dass das Wasser aus den älteren Stengeltheilen sich in die abgewelkten jüngeren hinaufzieht, wie aus den Experimenten Prillieux's zu schliessen ist[3].

§ 3. **Bewegungen der Gase in den Pflanzen**[4]. Jede wachsende oder sonst in Lebensthätigkeit begriffene Pflanzenzelle nimmt beständig atmosphärischen Sauerstoff in sich auf und giebt dafür ein ungefähr gleiches Volumen Kohlensäure zurück. Die chlorophyllhaltigen Zellen haben zudem noch die Fähigkeit, unter dem Einflusse des Sonnenlichts Kohlensäure von aussen her in sich aufzunehmen und gleichzeitig ein fast gleiches Volumen Sauerstoff (gemengt mit Stickstoff) abzuscheiden. Entsprechend der Ausgiebigkeit der chemischen Processe, welche innerhalb der Zellen stattfinden, sind die dadurch veranlassten Bewegungen der Gase von sehr verschiedener Geschwindigkeit; die Bildung von Kohlensäure auf Kosten des atmosphärischen Sauerstoffs findet zwar beständig und in allen Zellen statt, aber die Quantitäten, um die es sich hier handelt, sind gering im Vergleich zu den grossen Mengen von Kohlensäure, welche in den grünen Geweben zersetzt werden, und für welche gleiche Volumina Sauerstoff austreten; eine Vorstellung von der Ausgiebigkeit des letztgenannten Vorgangs gewinnt man durch Beachtung der Thatsache, dass ungefähr die Hälfte des Trocken-

---

1) Duchartre l. c. 1857, p. 940—946.

2) Duchartre: Expériences sur la végét. des pl. epiphytes etc. (société imp. et centrale d'horticulture Janvier 1856, p. 67) und comptes rendus 1868, LXVII, p. 775.

3) Prillieux in Comptes rendus 1870, II, p. 80.

4) Sachs: Handbuch der Experim.-Physiol. p. 243. — Müller: Jahrb. f. wiss. Bot. VII, p. 145.

gewichts der Pflanzen aus Kohlenstoff besteht, der seinerseits durch Zersetzung atmosphärischer Kohlensäure in den chlorophyllhaltigen Geweben unter Mitwirkung des Lichts gewonnen wird.

Sauerstoff und Stickstoff sind bekanntlich permanente Gase, die Kohlensäure ist es innerhalb der Grenzen der Vegetationstemperatur und noch weit unterhalb derselben: der Wasserdampf (Wassergas) dagegen wird innerhalb dieser Grenzen aus flüssigem Wasser erst erzeugt und selbst unter Umständen wieder in flüssiges Wasser zurückverwandelt; abgesehen von diesem Unterschiede, verhält sich der Wasserdampf übrigens bezüglich der hier zu betrachtenden Verhältnisse ähnlich wie jene Gase.

Je nachdem es sich nun darum handelt, ob die Gase eine geschlossene Zellhaut durchdringen, sich im Zellsaft verbreiten, in das Protoplasma, die Chlorophyllkörner u. s. w. eindringen oder aus ihnen austreten, oder ob sie im elastischen Zustande die Intercellularräume, Gefässröhren, saftfreie Zellen oder grosse Lufträume zwischen den Geweben erfüllen, ist die Form ihrer Bewegung entweder eine moleculare Diffusionsbewegung oder eine ausschliesslich auf der Expansivkraft beruhende Massenbewegung; jene Diffusionsbewegungen streben dahin, Gleichgewichtszustände herbeizuführen, welche von dem jeweiligen Absorptionscoëfficienten des Gases für eine bestimmte Zellflüssigkeit, von dem Molecularzustand der Zellhaut u. s. w., von der Temperatur, dem Luftdruck abhängen: diese Bedingungen aber ändern sich beständig, und noch mehr wird das etwa erzielte Gleichgewicht durch die chemischen Umsetzungen, auf denen der Stoffwechsel, die Assimilation und das Wachsthum beruht, beständig gestört, so dass Ruhezustände nur selten eintreten können; der gewöhnliche Zustand der in den Zellen diffundirten Gase in der Pflanze ist der der Bewegung.

Aber auch die in den Hohlräumen der Pflanze befindlichen Gasmassen sind für gewöhnlich nicht in Ruhe; durch die Entbindung von Kohlensäure oder Sauerstoff in den Zellen, oder durch deren Absorption wird das Gleichgewicht auch in den benachbarten Hohlräumen gestört, ebenso wirken Aenderungen des Luftdruckes und der Temperatur; auch die Biegungen der Stengel und Blattstiele unter dem Winde bewirken Pressungen und Dilatationen der die Hohlräume erfüllenden Gase, die ihrerseits zu Gasströmungen im Innern Anlass geben. Die Geschwindigkeit der Bewegung in den Hohlräumen wird je nach der Weite derselben eine sehr verschiedene sein; innerhalb der sehr engen Intercellularräume des gewöhnlichen Parenchyms wird die Bewegung selbst unter namhaftem Druck eine langsame und wenig ausgiebige sein, gegenüber den raschen Strömungen, die in den grossen Intercellularen der meisten Laubblätter und ähnlicher Organe, oder gar in den weiten Luftcanälen hohler Stengel oder in den Lacunen des Gewebes der Wasserpflanzen möglich sind.

Versucht man es, von diesen allgemeinen Gesichtspuncten ausgehend, die gewöhnlichen Vorkommnisse in bestimmteren Umrissen darzustellen, so wäre ungefähr Folgendes hervorzuheben:

a) Einzeln lebende Zellen, sowie die Glieder einer Zellreihe, Zellfläche, wie man sie bei Algen, Pilzen, Moosen findet, sind dadurch ausgezeichnet, dass sie unmittelbar an ihrer Oberfläche mit der Luft oder mit dem gashaltigen umgebenden Wasser sich in Berührung finden. Es kommt hier also wesentlich nur darauf an, dass die Gase durch Diffusionsbewegungen in die Zelle ein- und aus ihr wieder austreten. Ist z. B. eine derartige chlorophyllreiche Zelle dem Sonnenlichte ausgesetzt, so wird die von ihr absorbirte Kohlensäure zer-

setzt, es dringt daher beständig neue Kohlensäure von aussen ein, weil so die Sättigung der Zellsäfte mit diesem Gase verhindert wird, dagegen wird immerfort Sauerstoff entbunden, der Zellsaft empfängt mehr, als er halten kann, und giebt den Ueberschuss durch Diffusion nach aussen hin ab; so stellen sich also unter den genannten Bedingungen zwei entgegengesetzte, moleculare Strömungen her, welche die Zellhaut, das Protoplasma und den Zellsaft durchsetzen; indem sich kohlenstoffhaltige Producte in der Zelle auf Kosten der zersetzten Kohlensäure bilden, ist zugleich die Zersetzung selbst die Ursache, dass immer neue Mengen von Kohlensäure in die Zelle hineindiffundiren; je schneller die Zersetzung derselben, desto rascher ist auch der Ersatz. — Aehnlich, aber entgegengesetzt, gestalten sich die Verhältnisse bei der chlorophyllhaltigen Zelle im Finstern, und bei chlorophyllfreien Zellen jederzeit, indem sie Sauerstoff aufnehmen und Kohlensäure bilden, nur ist der Vorgang ein viel langsamerer, viel weniger ausgiebig. — Die Zelle wirkt wie ein Anziehungscentrum für das Gas, welches in ihr zersetzt, wie ein Abstossungscentrum für das Gas, welches in ihr erzeugt wird. — Diese Regel gilt nun auch für die einzelnen Zellen eines Gewebekörpers, nur dass in diesem Falle die Verhältnisse complicirter werden, insofern die Diffusionsströmungen der Gase nicht mehr zwischen den Zellen und einer verhältnissmässig unendlich grossen äusseren Gasmasse, sondern zwischen Zellen und Zellen einerseits, zwischen Zellen und beschränkten inneren Lufträumen andererseits stattfinden.

b) Unter den aus Gewebemassen bestehenden Pflanzen sind zunächst die submersen Wasserpflanzen deshalb von besonderem Interesse, weil bei ihnen die Intercellularräume nicht durch zahlreiche Spaltöffnungen nach aussen münden, sondern mit grossen Hohlräumen communiciren, welche im Innern des Gewebes durch Auseinanderweichen ausgedehnter Zellschichten, oder durch Zerreissung entstehen; ähnlich verhalten sich auch die unterirdischen Stämme der Equiseten und vieler Sumpfpflanzen. Unverletzte Pflanzen dieser Art sind nach aussen hin luftdicht abgeschlossen, die in den Hohlräumen sich sammelnden Gase können nur aus den umgebenden Geweben stammen, die ihrerseits aus dem umspülenden Wasser Sauerstoff, Stickstoff und Kohlensäure durch Gasdiffusion aufnehmen; diese Gase werden nicht ohne Weiteres durch die Gewebeschichten hindurch diffundiren, sondern innerhalb derselben verändert; einmal in den Binnenräumen angesammelt, werden sie noch ferner von den chemischen Processen der umgebenden Gewebe beeinflusst. Eine chlorophyllhaltige submerse Wasserpflanze nimmt z. B. unter dem Einflusse des Sonnenlichts von aussen her Kohlensäure auf, und wenigstens ein Theil des abgeschiedenen Sauerstoffs sammelt sich in den Binnenräumen; bei eintretender Verdunkelung hört dieser Vorgang auf, der angesammelte Sauerstoff wird nun von den Gewebeflüssigkeiten absorbirt und nach und nach in Kohlensäure verwandelt, die ihrerseits in die Hohlräume zurück, aber auch zum Theil durch die Gewebeschichten hindurch in das umgebende Wasser diffundiren kann. Dies, sowie die verschiedenen Diffusionsverhältnisse der Gase bewirken, dass die in den Binnenräumen enthaltene Luft im Allgemeinen eine ganz andere quantitative Zusammensetzung hat, als die des umgebenden Wassers, dass diese Zusammensetzung einem beständigen Wechsel unterworfen ist. Aber nicht blos die chemische Zusammensetzung des Gases in den Hohlräumen wird auf diese Weise verändert, auch der Druck unterliegt Schwankungen; sammelt sich bei hinreichender Beleuchtung in den Hohlräumen der aus den grünen Geweben entbundene Sauerstoff rasch an, so geräth das Gas unter hohen Druck, es entweicht bei Verletzung der umgebenden Gewebeschichten mit Gewalt. Die grössere Diffusionsgeschwindigkeit der Kohlensäure und ihre langsamere Entstehung im Gewebe unter den hier obwaltenden Verhältnissen lässt dagegen eine stärkere Spannung derselben in den Hohlräumen der verdunkelten Pflanze nicht leicht zu Stande kommen.

In mehr untergeordneter und secundärer Weise betheiligt sich das atmosphärische Stickgas an allen diesen Vorgängen; zwar fehlt es der in den Hohlräumen enthaltenen Luft niemals, gewöhnlich ist es in grossen Quantitäten neben Kohlensäure und Sauerstoff vorhanden; so namhaften und raschen Schwankungen und Bewegungen wie diese unterliegt es aber nicht, da es bei dem Stoffwechsel im Gewebe weder verbraucht noch entbunden wird.

c) Die **Landpflanzen** unterscheiden sich von den Wasserpflanzen dadurch, dass ihre inneren Hohlräume, sofern sie vorhanden sind[1], durch die Spaltöffnungen der Epidermis mit der Atmosphäre unmittelbar communiciren. Die anatomischen Befunde zeigen unmittelbar, dass diese Organe nur die Ausführungsgänge der Intercellularräume sind, die in der ganzen Pflanze zusammenhängen; Versuche haben gelehrt, dass diese ihrerseits mit den Hohlräumen der Gefässe und Holzzellen stellenweise in offener Verbindung stehen. Die grossen, auch bei Landpflanzen (hohlen Stengeln, Blättern, Früchten u. s. w.) häufigen Lufthohlen, die Holzröhren (Gefässe), Holzzellen, die meist äusserst engen capillaren Intercellularräume des Parenchyms bilden also ein System unter sich communicirender lufterfüllter Hohlräume, die sämmtlich unten an der Wurzel geschlossen sind, oben aber an den Blättern, Internodien u. s. w. durch unzählige, äusserst enge capillare Oeffnungen, die Spaltöffnungen, nach aussen münden.

Was unter b) von den Veränderungen der Binnenluft in den Hohlräumen der Wasserpflanzen gesagt wurde, gilt im Allgemeinen auch von der der Landpflanzen, aber die Ausgleichung der Druckdifferenzen an verschiedenen Stellen eines grossen Pflanzenkörpers wird hier durch die Gefässröhren, die Ausgleichung zwischen innerer und äusserer Luft durch die Spaltöffnungen begünstigt. Allein diese Ausgleichung geht im Allgemeinen ungemein langsam von Statten, weil die Spaltöffnungen bei ihrem sehr geringen Durchmesser in kurzer Zeit nur geringe Gasvolumina durchströmen lassen, es können daher trotz der offenen Verbindung, die sie herstellen, doch zeitweilig namhafte Druckdifferenzen und grosse Verschiedenheiten in der Mischung der inneren und äusseren Gase vorhanden sein, ähnlich wie bei den Wasserpflanzen. Uebrigens ist nicht zu verkennen, dass Gewebeschichten, in denen ein rascher Gasaustausch vor sich geht, mit einer an Spaltöffnungen reicheren Epidermis überzogen sind als solche, die bei langsamem Wachsthum und Stoffwechsel einen minder ausgiebigen Gasaustausch brauchen; dazu kommt noch, dass Organe mit dünner Cuticula besser befähigt sind, ihren Gaswechsel durch Gasdiffusion zu bewirken, als solche, deren Epidermis eine dickere Cuticula besitzt, welche den Gasdiffusionsstrom verlangsamt; daher erklärt es sich, dass die Wurzeln keine Spaltöffnungen brauchen, da sie bei langsamer Massenzunahme und bei der dünnwandigen, schwach cuticularisirten Epidermis den Austausch von Sauerstoff und Kohlensäure durch Diffusion allein bestreiten können, während die Laubblätter bei dicker Cuticula zahlreiche Spaltöffnungen brauchen, um die grossen Volumina von Kohlensäure gegen eben so grosse von Sauerstoff im Sonnenscheine schnell auszutauschen. Auch rasch wachsende chlorophyllfreie Schmarotzer und Blüthen besitzen, wenn auch spärlicher, Spaltöffnungen, weil sie viel Sauerstoff aufnehmen und Kohlensäure ausscheiden. — Wenn an älteren Stammtheilen und Wurzeln die Epidermis durch Korkperiderm ersetzt wird, so sind sie äusserlich (abgesehen von etwaigen Rissen) nicht nur im gewöhnlichen Sinne luftdicht abgeschlossen, sondern auch der Gasaustausch durch Diffusion hört dann so gut wie ganz auf; dieser Fall tritt aber nur bei solchen Pflanzentheilen ein, deren Fibrovasalstränge luftführende Gefässe, meist auch luftführende Holzzellen bilden, durch welche also von innen her ein Gasaustausch mit dem von Kork umhüllten Parenchym vermittelt wird; so ist es zumal bei den Stämmen der holzigen Dicotylen und Coniferen. — Diese Betrachtungen beziehen sich zunächst auf den Austausch von Kohlensäure und Sauerstoff, sie gelten aber auch zum grossen Theil für den Wasserdampf. Die Verdunstung des Vegetationswassers, deren Folgen für die Wasserströmung wir im vorigen Paragraph kennen lernten, wird durch Korkperiderm und Borke fast vollständig verhindert, durch cuticularisirte Epidermiszellen wenigstens sehr verlangsamt: da die in der Luft befindlichen Pflanzentheile mit einem oder dem anderen dieser Hautgebilde bedeckt sind, so wird die Verdun-

1) Grosse Pilzkörper und Flechten sind zwar ohne Spaltöffnungen, ihre innere Luft (zwischen den Hyphen) steht aber gewiss wenigstens stellenweise durch Lücken zwischen den oberflächlichen Hyphen mit der umgebenden Luft in Verbindung; die Laubmoosstengel besitzen weder innere Hohlräume noch Spaltöffnungen, die Sporenkapsel derselben Beides.

stung überhaupt im Allgemeinen nur nebenbei von der Oberfläche derselben ausgehen; der grössere Theil des Wasserdampfes, den diese Pflanzentheile verlieren, entsteht offenbar aus den durchtränkten Zellwänden im Innern des Gewebes, da wo jene an Intercellularräume und an grössere Luftlücken angrenzen; sind diese Räume mit Wasserdampf gesättigt, so hört die Verdunstung auf; ist aber die äussere Luft relativ trocken, so diffundirt der Wasserdampf durch die Spaltöffnungen hinaus, die inneren Zellhäute können von Neuem Wasserdampf in die Binnenräume abgeben und so fort; wird das verdunstende Gewebe z. B. durch Sonnenschein stärker erwärmt, so erfolgt die Dampfbildung im Innern rascher, und die höhere Dampfspannung bewirkt ein rascheres Ausströmen des Dampfes durch die Intercellularen und Spaltöffnungen.

Solche Oberflächen von Pflanzenorganen, welche mit Wasser in beständiger Berührung stehen, können keinen Wasserdampf aus so feinen Oeffnungen, wie die der Hautporen, unter den hier geltenden Temperaturverhältnissen entlassen; die Spaltöffnungen fehlen daher auch aus diesem Grunde an submersen Pflanzen, oder sie kommen doch nur gelegentlich vor; besonders lehrreich sind in dieser Hinsicht die auf Wasser schwimmenden Blätter, z. B. der Nymphaeen u. a., die auf der benetzten Seite keine oder sehr wenige, auf der der Luft zugewendeten Oberseite viele Spaltöffnungen besitzen; es fällt dies um so mehr auf, als die ganz in der Luft befindlichen Laubblätter gewöhnlich auf der Unterseite mehr Spaltöffnungen haben als auf der oberen, wo sie zuweilen ganz fehlen.

---

## Zweites Kapitel.

# Chemische Vorgänge in der Pflanze.

§ 1. **Die Elementarstoffe der Pflanzennahrung**[1]. Wenn man das jeden lebenden Pflanzenkörper durchtränkende Wasser bei 100 bis 110° C. so lange verflüchtigt, bis kein weiterer Gewichtsverlust mehr bewirkt wird, so bleibt die gewöhnlich zerreibliche, pulverisirbare Trockensubstanz zurück, welche bei reifen Samen meist ungefähr $^{8}/_{9}$, bei Keimpflanzen nach Verbrauch der Reservestoffe meist unter $^{1}/_{10}$ des Lebendgewichts beträgt, im späteren Verlauf der Vegetation gewöhnlich auf $^{1}/_{5}$ bis $^{1}/_{3}$ des Gewichts der lebenden Pflanze steigt, bei untergetauchten Wasserpflanzen und manchen Pilzen aber oft weniger als $^{1}/_{10}$, zuweilen selbst nur $^{1}/_{20}$ desselben erreicht. Diese hier nur angedeuteten Werthe wechseln je nach der Natur und dem Alter der Pflanze und einzelner Organe in weiten Grenzen.

Wird die Trockensubstanz der Pflanze unter Zutritt von Sauerstoffgas der Glühhitze ausgesetzt, so verbrennt der bei weitem grösste Theil derselben, und

1) Zur vorläufigen Orientirung in der sehr umfangreichen Literatur wird dem Anfänger zunächst mein Handbuch der Experimentalphysiologie, Abhandl. V und VI genügen. Das Studium von Th. de Saussure's Recherches chimiques sur la végétation. Paris 1804 (die deutsche Uebersetzung von Voigt ist mehrfach fehlerhaft) ist auch jetzt noch lohnend und unentbehrlich für jeden, der sich ein selbstständiges Urtheil bilden will. — Eine ausführliche Darstellung der Ernährungslehre enthält u. a. Meyer's Lehrbuch der Agriculturchemie 1870, 1871. — Verschiedene grundlegende Untersuchungen finden sich in Boussingault's Agronomie et Physiol. végét. — Sehr werthvoll ist ferner: E. Wolff's Aschenanalyse von landwirthschaftl. Prod. u. s. w. Berlin 1871 und dessen Vegetationsversuche in wässerigen Lösungen ihrer Nährstoffe (Hohenheimer Jubiläumsschrift 1862).

als Verbrennungsproducte entweichen vorwiegend Kohlensäure und Wasserdampf; der nun abermals zurückbleibende Rest, ein meist feines, weisses Pulver, ist die Asche, welche gewöhnlich nur wenig Procente der Trockensubstanz ausmacht; ein Verhältniss, welches ebenfalls mit der specifischen Natur der Pflanze, der Art und dem Alter der einzelnen Organe grossen Schwankungen unterliegt.

Die chemische Analyse des verbrennlichen Theils der Trockensubstanz zeigt nun, dass er bei allen Pflanzen aus Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff, Stickstoff und Schwefel besteht; der letztere bleibt aber bei der Verbrennung in Form von Schwefelsäure an die Basen der Asche gebunden in dieser zurück.

In der Asche findet man ausserdem ohne Ausnahme Kalium, Calcium, Magnesium, Eisen, Phosphor, — gewöhnlich auch Natrium, (Lithium?), Mangan, Silicium, Chlor; — bei Meerespflanzen ausserdem auch Jod und Brom.

Diesen Bestandtheilen ist zuweilen in seltenen Fällen oder unter besonderen Umständen in sehr kleinen Quantitäten beigemengt: Aluminium, Kupfer, Zink, Kobald, Nickel, Strontium, Barium.

Auf die Gegenwart sehr kleiner Mengen von Fluor in den Pflanzen schliesst man aus der Anhäufung von Fluorcalcium in den thierischen Körpern, die sich sämmtlich mittelbar oder unmittelbar von den Pflanzen ernähren.

Als Nährstoffelemente hat man nun selbstredend nur diejenigen zu betrachten, welche für den Ernährungsprocess einer Pflanze unumgänglich nöthig sind, während Stoffe, welche die Analyse in den Pflanzen zwar nachweist, die aber auch fehlen können, ohne dass die Ernährung gestört wird, als zufällige Beimengungen gelten.

Als unentbehrliche eigentliche Nährstoffe sind aber in erster Linie die Elemente der verbrennlichen Substanz, die in allen Pflanzen ohne Ausnahme vorkommen, der Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff, Stickstoff und Schwefel zu nennen, weil sie zur chemischen Formel des Zellstoffes und der Eiweissstoffe, die das Protoplasma bilden, gehören, weil also ohne diese Stoffe die Pflanzenzelle selbst undenkbar wäre.

Dass ferner auch Kalium, Calcium, Magnesium, Eisen, Phosphor unentbehrliche Elemente der Pflanzennahrung sind, ist aus ihrem ganz allgemeinen Vorkommen in den Pflanzen und noch mehr aus der durch Vegetationsversuche festgestellten Thatsache zu schliessen, dass die Ernährung und das Wachsthum jeder bisher darauf untersuchten Pflanze unmöglich oder abnorm wird, wenn eines dieser Elemente in dem Nährstoffgemenge fehlt.

Für das Natrium, Mangan, Silicium ist dieser Beweis noch nicht erbracht, es scheint eher, dass sie für den Chemismus der Ernährung entbehrlich sind. — Die Unentbehrlichkeit des Chlors für die vollständige Ernährung von Polygonum Fagopyrum wurde von Nobbe [1]) durch Vegetationsversuche dargethan. Ob Jod (und Brom) für die Meerespflanzen, in denen sie vorkommen, die Bedeutung ächter Nährstoffe haben, ist noch nicht ermittelt. — Die oben zuletzt genannten Stoffe können bei der Art ihres Vorkommens einstweilen als hier unerheblich bei Seite gelassen werden.

Man hat es demnach bei allgemeineren Betrachtungen über die Ernährung der Pflanzen vorwiegend mit folgenden Elementen zu thun:

1) Landwirthschaftliche Versuchsstationen Bd. VII, 1865.

Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff, Stickstoff, Schwefel;
Kalium, Calcium, Magnesium, Eisen:
Phosphor, Chlor,

denen unter Umständen noch Natrium und Silicium beizuzählen sind.

Die physiologische Bedeutung dieser Elementarstoffe ist nun verschieden: die in der ersten Reihe genannten setzen, wie erwähnt, den grössten Theil der Pflanzensubstanz zusammen, sie bilden vorwiegend den organisirten und organisirbaren Theil des Pflanzenleibes, jeder einzelnen Zelle; ihre Bedeutung liegt also zunächst und im Allgemeinen darin, dass sie die eigentlichen Baustoffe für den Gestaltungsprocess der Pflanze liefern. Die Aschenbestandtheile dagegen treten schon ihrer weit geringeren Menge wegen in dieser Hinsicht mehr zurück, und ihre Bedeutung scheint im Allgemeinen wesentlich darin zu liegen, dass sie bei den chemischen Umsetzungen in der Pflanze, bei der Assimilation und dem Stoffwechsel bestimmte chemische Zersetzungen und Verbindungen einleiten, in deren Folge das weit massenhaftere, verbrennliche Baumaterial aus den erst genannten fünf Elementen gebildet wird.

Der Kohlenstoff ist in jeder organischen Verbindung enthalten, je nach der Art derselben in verschiedenem Quantum; von der Gesammtmasse der Trockensubstanz der ganzen Pflanze besteht aber gewöhnlich ungefähr die Hälfte des Gewichts aus Kohlenstoff. Zieht man die ausserordentlich grosse Menge der Pflanzensubstanz in Betracht, welche jährlich neu gebildet wird, so wird die Thatsache um so merkwürdiger, dass diese ungeheure Menge von Kohlenstoff aus der Kohlensäure der Atmosphäre stammt, in welcher im Mittel nur 0,0004 Kohlensäure enthalten ist. — Nur die chlorophyllhaltigen Zellen, und auch diese nur unter dem Einflusse des Sonnenlichts haben die Fähigkeit, die von ihnen aufgenommene Kohlensäure zu ersetzen und, unter Abscheidung eines gleichen Volumens Sauerstoff, aus den Elementen der Kohlensäure und des Wassers organische Verbindungen zu erzeugen (zu assimiliren). Es ist sehr wahrscheinlich, dass bei diesem Vorgange die Kohlensäure nur die Hälfte ihres Sauerstoffs verliert, während der andere Theil des ausgeschiedenen Sauerstoffs von zersetztem Wasser herstammt.

Es ist unzweifelhaft, zum Theil durch Vegetationsversuche unmittelbar festgestellt, zum Theil aus den Umständen abzuleiten, unter denen viele Pflanzen unter natürlichen Verhältnissen leben, dass die meisten chlorophyllreichen Pflanzen (z. B. unsere Getreidearten, Bohnen, Tabak, Sonnenrosen, viele steinbewohnende Flechten, Algen und viele andere Wasserpflanzen) die ganze Masse ihres Kohlenstoffs durch Zersetzung atmosphärischer Kohlensäure gewinnen; sie bedürfen zu ihrer Ernährung keiner anderen Kohlenstoffverbindung von aussen her. — Nun giebt es aber auch chlorophyllfreie Pflanzen, denen also das Organ der Kohlensäurezersetzung fehlt: sie müssen den zu ihrem Aufbau nöthigen Kohlenstoff demnach in anderen Verbindungen aufnehmen; da nun die chlorophyllfreien Pflanzen entweder Schmarotzer oder Humusbewohner sind, so nehmen sie ihren Kohlenstoff in Form organischer Verbindungen auf, welche von anderen chlorophyllhaltigen Pflanzen unter Zersetzung von Kohlensäure erzeugt worden sind; die Schmarotzer entziehen diese Assimilationsproducte ihren Nährpflanzen unmittelbar, die Humusbewohner (wie Neottia nidus avis, Epipogum Gmelini, Corallorrhiza innata, Monotropa, viele Pilze u. s. w.) benutzen die bereits in Zer-

setzung befindlichen Körper anderer Pflanzen zu gleichem Zweck; selbst die Nahrung der auf und in Thieren schmarotzenden Pilze stammt aus den Assimilationsproducten der chlorophyllhaltigen Pflanzen, insofern auch das ganze Thierreich mit seiner Ernährung auf diese angewiesen ist. — Die auf der Erde ursprünglich vorkommende Kohlenstoffverbindung ist die Kohlensäure, und die einzig ausgiebig wirkende Ursache ihrer Zersetzung und der Verbindung des Kohlenstoffs mit den Elementen des Wassers ist die chlorophyllhaltige Zelle; daher stammen alle derartige Kohlenstoffverbindungen, sie mögen sich in Thieren oder Pflanzen oder in deren Zersetzungsproducten vorfinden, mittelbar von den chlorophyllhaltigen Organen der Pflanze ab.

Der Wasserstoff ist gleich dem Kohlenstoff in jeder organischen Verbindung vorhanden; bei der Kleinheit seines Aequivalentgewichts tritt er indessen als Gewichtsbestandtheil der Trockensubstanz der Pflanze weit zurück, nur wenige Gewichtsprocente derselben bestehen aus Wasserstoff. Dass derselbe sehr wahrscheinlich durch Zersetzung von Wasser in den chlorophyllhaltigen Zellen am Sonnenlicht zuerst in die Verbindung mit Kohlenstoff eintritt, wurde schon erwähnt; nur ein sehr kleiner Theil des in den stickstoffhaltigen Pflanzenstoffen enthaltenen Wasserstoffs dürfte in Form von Ammoniak in die Pflanze eingeführt werden.

Der Sauerstoff ist in den organischen Verbindungen immer in geringerer Menge vorhanden, als dass er hinreichte, den vorhandenen Wasserstoff und Kohlenstoff derselben zu Wasser und Kohlensäure zu verbrennen, eben weil die organischen Verbindungen aus Kohlensäure und Wasser unter Abscheidung eines Theils des Sauerstoffs entstehen; übrigens ist der Sauerstoffgehalt der Pflanzenstoffe sehr verschieden, und manche derselben enthalten dieses Element überhaupt nicht. Die Gesammtmasse des Sauerstoffs bildet aber nach dem Kohlenstoff den grössten Gewichtstheil der Trockensubstanz. — Eingeführt wird der Sauerstoff in die Pflanze in Form von Wasser, Kohlensäure, Sauerstoffsalzen in grösserer Menge als irgend ein anderes Element; während bei der Assimilation in den grünen Organen ausserordentlich grosse Sauerstoffquantitäten nach aussen abgeschieden werden, nehmen alle übrigen Pflanzenorgane auch das atmosphärische Sauerstoffgas in sich auf, sie erzeugen dabei langsam Kohlensäure (und Wasser) auf Kosten der assimilirten Substanzen. Neben dem sehr ausgiebigen Desoxydationsprocesse in den chlorophyllhaltigen Zellen besteht ein dem thierischen Athmungsprocesse vergleichbarer, gewöhnlich nicht sehr ausgiebiger Oxydationsvorgang, durch den ein Theil der assimilirten Substanz wieder zersetzt wird.

Der Stickstoff, ein wesentlicher Bestandtheil der das Protoplasma bildenden Eiweissstoffe, der Pflanzenalkaloide und des Asparagins macht immer nur einen geringen Bruchtheil der Trockensubstanz der Organe aus, oft weniger als ein, selten mehr als drei Procent derselben. Der in den genannten chemischen Verbindungen enthaltene Stickstoff wird aus Ammoniak- und Salpetersäure-Verbindungen gewonnen, Parasiten und Humusbewohner nehmen vielleicht auch organische Stickstoffverbindungen von aussen her auf; dagegen ist es nach zahlreichen Vegetationsversuchen, zumal denen Boussingault's, gewiss, dass den Pflanzen die Fähigkeit mangelt, das atmosphärische, freie Stickstoffgas zur Erzeugung ihrer stickstoffhaltigen Verbindungen zu benutzen. Werden Pflanzen auf künstlichem Wege mit allen übrigen Nährstoffen versorgt, wird ihnen aber die Auf-

nahme von Ammoniak oder Salpetersäureverbindungen als Stickstoffnahrung unmöglich gemacht, so findet keine Vermehrung der Eiweissstoffe, überhaupt keine Vermehrung stickstoffhaltiger Verbindungen statt, obgleich der Pflanze das atmosphärische Stickgas in so reichem Maasse zu Gebote steht, und dieses die Intercellularräume erfüllt und in die Gewebesäfte diffundirt.

Der Schwefel, der ein Bestandtheil der Eiweissstoffe, des Schwefelallyls, des ätherischen Senföls ist, wird in Form löslicher schwefelsaurer Salze, vorwiegend wohl immer als schwefelsaurer Kalk aufgenommen; wahrscheinlich wird dieses Salz, wie Holzner zuerst andeutete[1], durch die in der Pflanze selbst entstehende Oxalsäure zersetzt und so der unlösliche oxalsaure Kalk gebildet, während die Schwefelsäure den Schwefel an die genannten organischen Verbindungen abgiebt.

Das Eisen[2] (oft von sehr schwankenden Mengen von Mangan begleitet), ist für die Ausbildung des grünen Chlorophyllfarbstoffs unentbehrlich, wie Vegetationsversuche zeigen, und da nur die grünen chlorophyllhaltigen Organe aus Wasser und Kohlensäure organische Substanz bilden (assimiliren), so ist die Bedeutung dieses Elements für das Leben der Pflanze eine sehr hervorragende, obgleich es zu dem genannten Zwecke in ausserordentlich geringer Menge genügt, die von der Pflanze in Form von Eisenchlorid oder schwefelsaurem Eisenoxydul, oder auch in anderen Verbindungen aufgenommen werden kann; verbreiten sich grössere Quantitäten von Eisenlösungen im Gewebe, so sterben die Zellen rasch ab. Obgleich geringere Eisenmengen für das Ergrünen des Chlorophylls unentbehrlich sind, ist es denoch ungewiss, ob der grüne Farbstoff selbst das Eisen als integrirenden Bestandtheil seiner chemischen Formel enthält.

Wie das Eisen auf die Ausbildung des Chlorophylls, so wirkt das Kalium auf die assimilirende Thätigkeit desselben; Nobbe[3] zeigt neuerdings, dass bei kalifreier, sonst vollständiger Nährstoffzufuhr die Pflanzen (Buchweizen) sich verhalten, als ob sie statt der Nährstofflösung nur reines Wasser aufnähmen; sie assimiliren nicht und zeigen keine Gewichtszunahme, weil ohne Mitwirkung des Kaliums in den Chlorophyllkörnern keine Stärke gebildet wird. Das Chlorkalium ist die wirksamste Verbindung, unter welcher das Kalium der Buchweizenpflanze geboten werden kann; salpetersaures Kali kommt jenem am nächsten. Wird das Kalium nur als schwefelsaures oder phosphorsaures geboten, so entsteht früher oder später eine sehr ausgesprochene Krankheit, welche darauf beruht, dass die in den Chlorophyllkörnern gebildete Stärke nicht in die wachsenden Organe übergeleitet und so für die Vegetation verwerthet wird. Natrium und Lithium vermögen das Kalium physiologisch nicht zu vertreten; während das Natrium für die Pflanze einfach nutzlos ist, wirkt das Lithium im Zellsaft zugleich zerstörend auf die Gewebe ein.

Für den Phosphor, das Chlor, Natrium, Calcium, Magnesium ist eine so bestimmte Beziehung zu einem bestimmten physiologischen Zwecke

1) Holzner: Ueber die Bedeutung des oxalsauren Kalkes (Flora 1867) und Hilger's in Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. VI, p. 1.

2) Specielle Nachweise über die Bedeutung des Eisens in meinem Handb. d. Exp. Phys. p. 142.

3) »Ueber die organische Leistung des Kaliums in der Pflanze« von Nobbe, Schröder und Erdmann (Chemnitz 1871).

noch nicht bekannt; doch weist das constante Vorkommen phosphorsaurer Verbindungen in der Gesellschaft der Eiweissstoffe, sowie der Kalisalze in den an Stärke und Zucker reichen Organen auf bestimmte Beziehungen derselben zu denjenigen chemischen Processen hin, welche den Gestaltungsvorgängen in der Pflanze unmittelbar vorhergehen. Ein grosser Theil des von den Pflanzen aufgenommenen Kalkes wird, wie erwähnt, durch Oxalsäure niedergeschlagen und bleibt unthätig liegen; die Bedeutung des Kalkes wäre demnach zum Theil darin zu suchen, dass er als Träger der Schwefel- und Phosphorsäure bei der Nährstoffaufnahme dient und dann die für die Pflanze selbst giftige Oxalsäure bindet und unschädlich macht.

Die eben genannten Elemente werden von der Pflanze aufgenommen, wenn sie ihr als phosphorsaure, oder schwefelsaure, oder salpetersaure Salze, oder als Chloride dargeboten werden.

Das Silicium endlich wird in Form wässriger, sehr verdünnter Kieselsäurelösung von sehr vielen Pflanzen aufgenommen, von manchen in grösserer Menge als alle übrigen Aschenbestandtheile. Der bei Weitem grösste Theil der Kieselsäure geht innerhalb der Zellwände in den unlöslichen Zustand über und bleibt nach Zerstörung der organischen Substanz derselben neben Kalk (Magnesia und Kali?) als ein Skelet von der Structur der Zellhaut übrig; bei den Landpflanzen sind es vorzugsweise, wenn auch nicht ausschliesslich, die der Verdunstung ausgesetzten Gewebe und besonders die cuticularisirten Epidermiswände, in denen sie sich anhäuft; bei den Diatomeen, deren Zellwand sehr stark verkieselt, fällt diese Beziehung natürlich weg. — Da es gelingt, durch künstliche Ernährung sonst kieselsäurereiche Pflanzen (wie den Mais) fast kieselsäurefrei und dabei ohne merkliche Abnormität wachsen zu lassen, so scheint die Kieselsäure für die chemischen und organisatorischen Vorgänge von sehr untergeordneter Bedeutung zu sein, auch findet ihre Einlagerung in die Zellwände vorwiegend erst dann statt, wenn diese sonst schon ausgebildet sind.

Die Nährstoffverbindungen müssen innerhalb der Gewebe neben ihren chemischen Veränderungen und in Folge derselben auch fortschreitenden Ortsveränderungen unterliegen. Durch Zersetzung eines Salzes wird das Diffusionsgleichgewicht gestört; in der unmittelbaren Umgebung des Orts, wo dies stattfindet, wird die Gewebeflüssigkeit an Molekülen der betreffenden Verbindung ärmer, die entfernteren Moleküle desselben gelösten Salzes bewegen sich daher nach dem Verbrauchsorte hin. Jede ein bestimmtes Salz zersetzende Zelle wirkt daher auf die sie umgebenden Gewebeflüssigkeiten wie ein Anziehungscentrum, nach welchem das fragliche Salz hinströmt. Dieser Vorgang ist aber zunächst für jedes andere, in derselben Gewebeflüssigkeit gelöste Salz gleichgiltig; wenn z. B. in irgend einer Zelle schwefelsaurer Kalk zersetzt, oxalsaure Kalkkrystalle gebildet werden, so liegt darin wohl eine Ursache dafür, dass entferntere Gypsmoleküle jener Zelle zuströmen, aber es ist dies kein Grund für die gleichzeitig vorhandenen Salpetermoleküle, sich eben dahin zu bewegen. Jeder gelöste Stoff des Gewebesaftes bewegt sich nur, insofern für ihn das Diffusionsgleichgewicht, die gleichmässige Vertheilung seiner Moleküle gestört wird. Es folgt daraus sofort, dass von einer continuirlichen, einheitlichen Bewegung eines sogenannten »Nahrungssaftes« im Allgemeinen keine Rede sein kann; nur wenn viele Nährstoffverbindungen an einem Orte, z. B. von der Wurzel, aufgenommen und an einem anderen Orte, z. B. in den Knospen und grünen Blättern, zersetzt werden, wird für alle die Bewegungsrichtung ungefähr dieselbe sein, aber auch in diesem Falle wird die Geschwindigkeit, mit der sich die Moleküle jedes einzelnen Salzes fortbewegen, verschieden sein, weil sie von der Geschwindigkeit des Verbrauchs am Ziele der Bewegung und der jeder Verbindung eigenthüm-

lichen Diffusionsgeschwindigkeit abhängt. — Nur wenn Druckkräfte die Gewebeflüssigkeit in Masse nach einer Seite hintreiben, wird die Bewegung für verschiedene Stoffe eine gleichartige, vorausgesetzt, dass sich die Flüssigkeit in offenen Bahnen bewegt, wie z. B. in Milchsaftgefässen und Siebröhren; verursacht der Druck aber Filtration durch geschlossene Zellwände, so werden auch in diesem Falle die Moleküle verschiedener Salze mit verschiedener Geschwindigkeit fortgeschoben, weil die Filtrationsgeschwindigkeit verschiedener Lösungen eine verschiedene ist und die Filtrate verschiedener Lösungen mit ungleicher Concentration austreten.

Dieselben Principien gelten auch für die Aufnahme der Nährstoffverbindungen von aussen her in die aufnehmenden Organe. Es wurde schon im vorigen Paragraph gezeigt, wie die Zersetzung der Kohlensäure in einer chlorophyllhaltigen Zelle am Licht dahin führt, dass immerfort neue Kohlensäuremengen in diese Zelle eintreten, gleichgiltig einstweilen, ob dieses Gas in Wasser gelöst oder in der Luft vorhanden ist. Fände in der Zelle keine Zersetzung der Kohlensäure statt, so würde sich ihr Saft mit dem Gase nach Maassgabe des Druckes und der Temperatur sättigen, und jede Ursache einer weiteren Bewegung wäre damit aufgehoben; die Zersetzung aber schafft immer wieder Raum für den Eintritt neuer Kohlensäuremoleküle, und diese, obgleich in der Umgebung der Pflanze so dünn gesäet, sammeln sich hier und liefern das Material zur Bildung compacter Massen von Kohlenstoffverbindungen.

Aehnlich wirkt eine Wasserpflanze auf die in dem umgebenden Wasser gelösten Salze; das umspülende Wasser und der innere Zellsaft sind durch die in den Zellhäuten imbibirte Flüssigkeit zu einem Continuum verbunden; denkt man die chemischen Processe innerhalb der Pflanze ruhend, so wird nach Maassgabe der obwaltenden Umstände sich ein Diffusionsgleichgewicht zwischen der äusseren und inneren Flüssigkeit herzustellen suchen; die chemischen Vorgänge im Innern aber stören dieses Gleichgewicht beständig in dem Sinne, dass die betreffenden Salzmoleküle beständig von aussen her nach den inneren Verbrauchsorten hinströmen. Sind in dem umspülenden Wasser die Moleküle von phosphorsaurem Kalk auch sehr dünn gesäet, so wird doch nach und nach eine dichte Anhäufung nicht von phosphorsaurem Kalk, sondern von anderen Phosphorsäure- und Kalkverbindungen in der Pflanze stattfinden, weil eben durch die Trennung der Phosphorsäure vom Kalk, also durch den chemischen Vorgang, das moleculare Gleichgewicht beständig gestört wird: bliebe der phosphorsaure Kalk innerhalb der Pflanze phosphorsaurer Kalk, so würde die Bewegung aufhören, sobald das Diffusionsgleichgewicht hergestellt wäre. Aus der Beachtung dieser Verhältnisse wird sofort verständlich, dass einerseits die Anhäufung bestimmter Stoffe im Innern der Pflanze davon abhängt, ob ihre im umspülenden Wasser vorhandene Verbindung in der Pflanze zersetzt wird; dass ferner die Bestandtheile verschiedener Verbindungen sich in verschiedenen Massen in der Pflanze anhäufen müssen, je nach ihrem Verbrauch in dieser; dass endlich die quantitative Zusammensetzung der betreffenden Stoffe innerhalb der Pflanze keine Aehnlichkeit mit der des umspülenden Wassers zu haben braucht. So können Stoffe, welche in diesem als höchst verdünnte Lösungen vorhanden sind, sich in der Pflanze in überwiegender Menge finden, während andere, die in jenem überwiegen, hier zurücktreten; so nehmen die Meerespflanzen viel mehr Kali in sich auf und weniger Natron, als der Zusammensetzung des Meerwassers entspricht; so sammeln die Fucusarten beträchtliche Mengen von Jod, welches im Meerwasser nur in äusserst verdünnten Lösungen vorkommt. — Da ferner verschiedene Pflanzen dieselben Verbindungen mit verschiedener Geschwindigkeit zersetzen, so erklärt es sich auch, dass verschiedene Pflanzen, welche ihre Nährstoffe aus demselben Wasser ziehen, eine ganz verschiedene Zusammensetzung ihrer Asche zeigen.

Complicirter werden die Verhältnisse, wenn eine Landpflanze die salzartigen Nährstoffverbindungen aus dem wasserarmen Boden aufzunehmen hat. Die allermeisten Landpflanzen gedeihen nämlich nur in einem Boden, der für gewöhnlich weit weniger Wasser enthält, als er enthalten könnte, dessen Poren fast ganz mit Luft erfüllt sind; das wenige vorhandene Wasser adhärirt den kleinen Bodentheilchen vollständig und fliesst eben deshalb

nicht ab; dieses adhärirende Wasser überzieht offenbar als feine Schicht die Oberfläche der Bodenpartikeln. Die Wurzeln können dieses Wasser nur dann aufsaugen, wenn sie mit den Bodentheilchen in engster Berührung stehen; daher welken frisch eingesetzte Pflanzen selbst in ziemlich feuchtem Boden so lange, bis die neugebildeten Wurzeltheile mittels neuer Wurzelhaare mit einer hinreichenden Anzahl von Bodenpartikeln verwachsen sind. An diesen Stellen innigster Berührung der Wurzelhaare und des Bodens steht das adhärirende Wasser des letzteren mit den Zellsäften der Wurzeln unmittelbar in Continuität, vermöge des Imbibitionswassers der Zellhäute der Wurzelhaare. Auf diese Weise wird es nun der Wurzel möglich, zunächst das Wasser des Bodens aufzusaugen; indem dieses an den Verwachsungsstellen eintritt, wird das Gleichgewicht der Wasserschichten der einander berührenden Bodentheilchen gestört, das capillar festgehaltene Bodenwasser bewegt sich, von den Flächenanziehungen geleitet, nach den Verwachsungsstellen hin, ein Vorgang, der sich von jeder Wurzel aus centrifugal ausbreitet und so nach und nach auch die entfernteren Stellen des Bodens der Pflanze tributär macht. Sind nun in den die Bodenpartikeln überziehenden Wasserschichten Salze, z. B. schwefelsaurer Kalk gelöst, so werden diese den Bewegungen der Wasserschichten folgen und endlich an den Verwachsungsstellen der Wurzelhaare eintreten.

Allein ein grosser Theil der Nährstoffe, besonders Ammoniak-, Kali-, Phosphorsäure-Verbindungen, sind im Boden in einem unbeweglichen Zustande vorhanden, absorbirt, wie es gewöhnlich genannt wird; sie werden selbst von sehr grossen Wassermassen aus dem Boden nicht herausgespült; dennoch nimmt die Wurzel diese Stoffe mit Leichtigkeit aus dem Boden auf. Man kann sich nun jedenfalls vorstellen, die absorbirten Nährstoffe seien als ungemein feiner Ueberzug an den Bodenpartikeln vorhanden; sie können daher nur an den Verwachsungsstellen der Wurzelhaare mit diesen aufgenommen werden; löslich gemacht werden sie hier durch die von den Wurzeln ausgeathmete Kohlensäure. Diese Wirkung der Wurzel auf die absorbirten Stoffe beschränkt sich auf die Verwachsungsstellen, nur diejenigen unbeweglichen absorbirten Stofftheilchen, welche mit den Wurzelhaaren unmittelbar in Berührung kommen, werden hier gelöst und aufgesogen; da aber bei jeder wachsenden Landpflanze die Zahl und Länge der Wurzeln sehr bedeutend ist, da sie sich beständig verlängernd auch beständig neue Wurzelhaare bilden, so kommt das Wurzelsystem nach und nach mit unzähligen Bodenpartikeln in Berührung und kann so die nöthige Quantität der fraglichen Stoffe aufnehmen. — Diese Fähigkeit der Wurzeln, vermöge des sauren, auch ihre oberflächlichen Zellhäute durchtränkenden Saftes Stoffe aufzunehmen, die in reinem Wasser nicht löslich sind, macht sich in ungemein anschaulicher Weise geltend, wenn man, wie ich zuerst gezeigt habe, polirte Platten von Marmor, Dolomith, Osteolith (phosphorsaurem Kalk) mit Sand etwa handhoch bedeckt und in diesem Samen keimen lässt; die abwärts wachsenden Wurzeln treffen bald auf die polirte Fläche des Minerals und wachsen auf dieser, dicht anliegend, hin; nach wenigen Tagen findet man ein Bild des Wurzelsystems in rauhen Linien auf der glänzenden Fläche eingeätzt; jede Wurzel löst an den Berührungsstellen einen kleinen Theil des Minerals mittels des sauren Imbibitionswassers ihrer äusseren Zellhäute auf[1]).

Sowohl bei der Aufnahme der absorbirten wie der in grösseren Stücken vorhandenen in Wasser unlöslichen Mineralstoffe wird also die Auflösung zunächst von der Pflanze selbst bewirkt, und sofort tritt an der Stelle, wo die Lösung der geringen Stoffmenge an der Wurzeloberfläche beginnt, auch die Aufsaugung durch Endosmose ein. Trotz dieser Complication bleiben aber auch hier dieselben Principien für die Stoffaufnahme in Kraft, die oben für die Aufnahme aus einer Lösung angedeutet wurden. Auch hier ist es der Verbrauch, die Zersetzung der Verbindungen in der Pflanze, welche die Aufnahme der Stoffe regelt; daher hat die Zusammensetzung der Asche in quantitativer Hinsicht keine Aehnlichkeit mit der des Bodens, daher können Pflanzen verschiedener Art, die dicht beisammen denselben Bo-

1) Ausführlicheres in meinem Handbuch der Exper.-Physiol. 1865, p. 189.

den aussaugen, ganz verschiedene Aschenzusammensetzungen zeigen. Allerdings macht sich nebenbei auch noch die Zusammensetzung des Bodens in der Pflanzenasche bis zu einem gewissen Grade geltend, indem z. B. Pflanzen derselben Art, wenn sie auf einem kalkreichen Boden wachsen, mehr Kalk aufnehmen, als auf einem kalkarmen Boden, was selbstredend dem genannten Principe nicht widerspricht, sondern nur zeigt, dass die Zersetzung eines Salzes in der Pflanze in um so reicherem Maasse stattfinden kann, je leichter ihr die Aufnahme desselben gemacht ist.

§ 5. Assimilation und Stoffwechsel[1]. Die von aussen her in die Pflanze aufgenommenen Nährstoffe sind (mit wenigen Ausnahmen) Sauerstoffverbindungen mit dem höchstmöglichen Sauerstoffgehalt; die assimilirten Stoffe dagegen, welche die überwiegende Masse der Trockensubstanz darstellen, sind sauerstoffarm, manche selbst sauerstofffrei; es folgt daraus, dass die Assimilation ein Desoxydationsprocess sein muss; die Ueberführung der sauerstoffreichen Nährstoffverbindungen in sauerstoffarme Pflanzensubstanz ist nothwendig mit Sauerstoffausscheidung verbunden, und da wir bereits wissen, dass die letztere in den chlorophyllhaltigen Zellen und nur unter dem Einflusse des Sonnenlichts stattfindet, so ist damit zugleich Ort, Bedingung und Zeit der Assimilation bezeichnet; sämmtliche chlorophyllfreie Organe assimiliren nicht, im Finstern oder bei zu geringer Lichtintensität fehlt auch dem chlorophyllhaltigen Assimilationsorgane die Fähigkeit, aus Wasser und Kohlensäure unter Mithülfe anderer Nährstoffverbindungen organische Substanz zu erzeugen, ein Vorgang, den wir fortan ausschliesslich als Assimilation bezeichnen wollen.

Die Assimilationsproducte der chlorophyllhaltigen Zellen können nun in diesen selbst oder nach ihrem Uebertritt in andere Organe mannigfaltige chemische Metamorphosen erfahren, deren Gesammtheit wir als Stoffwechsel von der Assimilation unterscheiden. Es ist wichtig, dass man sich über die Verschiedenheit beider Vorgänge, sowohl was ihre äusseren Bedingungen, als ihre Leistungen betrifft, vollkommen klar sei; man halte vor Allem Folgendes fest: 1) Die Assimilation geschieht nur in den chlorophyllhaltigen, der Stoffwechsel in sämmtlichen Organen; 2) die Assimilation findet nur unter dem Einflusse des Lichtes statt, der Stoffwechsel ebensowohl im Finstern; 3) jene ist nothwendig mit Elimination von vielem Sauerstoff verbunden, dieser findet gewöhnlich unter Aufnahme geringer Sauerstoffmengen und unter Aushauchung kleiner Kohlensäurequanta statt; 4) durch die Assimilation wird das Trockengewicht der Pflanze vermehrt, durch den Stoffwechsel nur die Qualität der assimilirten Stoffe verändert, und gewöhnlich erleiden diese eine Verminderung ihrer Masse, insofern mit der für den Stoffwechsel nöthigen Einathmung von Sauerstoff und Ausathmung von Kohlensäure die Zerstörung eines Theils der organischen, assimilirten Verbindungen nothwendig verbunden ist; 5) die Gewichtszunahme einer chlorophyllhaltigen Pflanze beruht darauf, dass der Gewinn an assimilirter Substanz in den chlorophyllhaltigen Organen während der Zeit der Beleuchtung grösser ist, als der Verlust an Trockengewicht, der mit der Ausathmung von Kohlensäure bei dem Stoffwechsel in allen Organen und zu jeder Zeit der Vegetation verbunden ist; 6) chlorophyllfreie Organe und ganze chlorophyllfreie Pflanzen (Schmarotzer und Humusbewoh-

1) Vergl. Sachs: Handbuch der Experimentalphysiologie, den Abschnitt »Stoffmetamorphosen«.

ner) assimiliren nicht, sie nehmen assimilirte Substanzen in sich auf; in ihnen findet nur Stoffwechsel statt, und da dieser mit Einathmung von Sauerstoff und Ausathmung von Kohlensäure verbunden ist, so vermindern sie den Gesammtvorrath von assimilirten Stoffen.

Das Wachsthum, d. h. die Bildung und Vergrösserung der Zellen, findet immer auf Kosten vorher assimilirter Stoffe statt, die dabei jederzeit chemischen Veränderungen unterliegen.

Das Wachsthum ist nur in Folge der Assimilation möglich, aber beide Vorgänge brauchen weder zeitlich noch räumlich zusammenzufallen. Die assimilirten Stoffe können mehr oder minder lange Zeit in der Pflanze liegen bleiben, ohne zum Wachsthum von Zellhäuten oder zur Bildung protoplasmatischer Körper (Protoplasma, Chlorophyllkörner) verwendet zu werden; in diesem Falle bezeichnet man sie als Reservestoffe; jede Zelle, jedes Gewebe, jedes Organ, in welchem gleichzeitig assimilirte Stoffe für späteren Verbrauch aufbewahrt werden, heisst dann ein Reservestoffbehälter. Die assimilirende Zelle selbst kann als Reservestoffbehälter dienen (einzellige Algen, Blätter der immergrünen Pflanzen); gewöhnlich aber tritt eine Vertheilung der physiologischen Arbeiten im Pflanzenkörper der Art ein, dass die Assimilationsproducte der chlorophyllhaltigen Organe anderen Gewebemassen oder Organen zugeführt werden, welche als Reservestoffbehälter dienen und den zur Bildung neuer Organe bestimmten Theilen (Knospen, Wurzelanlagen, Cambium) die Reservestoffe übergeben; bei Moosen, Gefässkryptogamen und holzbildenden Phanerogamen ist gewöhnlich das Gewebe des Stammes zugleich der Reservestoffbehälter, bei perennirenden Kräutern und Stauden sind es vorwiegend die ausdauernden Zwiebeln, Knollen und Rhizome. Die keimungsfähigen Sporen der Kryptogamen nehmen immer ein kleines Quantum von Reservestoffen mit, auf deren Kosten die ersten Keimungsvorgänge, bei Rhizocarpeen und Lycopodiaceen die ganze Prothallium- und Embryobildung stattfinden; die Samen der Phanerogamen entnehmen der Mutterpflanze weit grössere Quantitäten von Reservestoffen, die sich entweder im Endosperm oder in den Cotyledonen anhäufen; je grösser die Masse derselben ist, desto mehr und desto grössere Stammtheile, Wurzeln und Blätter kann die Keimpflanze erzeugen, bevor sie zu assimiliren beginnt; man vergleiche z. B. das winzige Keimpflänzchen von Nicotiana und Campanula mit den mächtigen Keimpflanzen grosser Bohnen, Mandeln, Eicheln u. s. w. — Da im Finstern keine Assimilation stattfindet, so braucht man Samen, Knollen, Zwiebeln, Rhizome u. s. w. nur im Finstern keimen und austreiben zu lassen, um ungefähr zu erfahren, wie viel und wie grosse Organe sich aus den Reservestoffen derselben bilden können.

Die chlorophyllhaltigen Assimilationsorgane sind von den Reservestoffbehältern und den wachsenden Knospen und Wurzeln entfernt; die Assimilationsproducte müssen demnach den Orten des Verbrauchs und der zeitweiligen Ablagerung zugeführt werden; das Wachsthum und die Ablagerung von Reservestoffen ist daher nothwendig mit entsprechenden Bewegungen der Producte der Assimilation und des Stoffwechsels verbunden.

Alle diese Sätze lassen sich beweisen, ohne dass man die Stoffe selbst näher kennt, welche in den chlorophyllhaltigen Zellen durch Assimilation entstehen und das Material für den Stoffwechsel liefern. Bevor wir aber zu dieser Frage übergehen, wollen wir uns erst die andere vorlegen: ob sämmtliche Producte des

Stoffwechsel für den Aufbau neuer Organe unmittelbar verwendbar sind, und wenn nicht, welche Stoffe es sind, die das Material zur Bildung der Zellhäute, des Protoplasma, der Chlorophyllkörner liefern. — Unter der ausserordentlich grossen Zahl von Stoffwechselproducten, welche die chemische Analyse in den verschiedenen Pflanzen nachweist, findet sich nun eine verhältnissmässig kurze Reihe von Stoffen, deren Verhalten bei dem Wachsthum der Organe und deren allgemeine Verbreitung im Pflanzenreich deutlich zeigt, dass sie das Material zum Wachsthum der Zellhäute und anderen organisirten Gebilde liefern; diese Stoffe wollen wir zunächst, ohne Rücksicht auf ihre chemische Beschaffenheit, als Baustoffe bezeichnen; als Baustoffe der Zellhaut sind die Stärke, die Zuckerarten, das Inulin und die Fette zu betrachten; als Baustoffe des Protoplasma und der Chlorophyllkörper treten die Eiweissstoffe auf.

Unter den übrigen Producten des Stoffwechsels finden sich einige, die zur Bildung des Zuckers in genetischer Beziehung stehen, die Glycoside, zu denen auch gewisse Gerbstoffe gehören; das Asparagin entsteht auf Kosten der Eiweissstoffe der Reservestoffbehälter und wird später wieder zur Bildung von Eiweissstoffen in den jungen Organen verwendet.

Als Degradationsproducte kann man alle diejenigen organischen Verbindungen der Pflanze bezeichnen, welche durch nachträgliche Veränderung der Substanz organisirter Gebilde entstehen und keine weitere Verwendung zum Aufbau neuer Zellhäute und Protoplasmagebilde erfahren. So ist das Bassorin ein Degradationsproduct von Zellhäuten, ebenso der Quitten- und Leinsamenschleim; wahrscheinlich sind auch die die Verholzung, die Verkorkung und die Cuticularisirung bewirkenden Stoffe aus einer theilweisen Degradation des Zellstoffs derselben Zellhäute hervorgegangen. — Von dem Protoplasma älterer Parenchymzellen bleibt oft ein Ueberrest bis zum Absterben derselben erhalten, der als Degradionsproduct gelten kann, ebenso bleibt von den Chlorophyllkörnern der im Herbst absterbenden Blätter ein kleiner Rest in Form winziger gelber Körnchen übrig, die keine weitere Verwendung finden; auch die rothen und gelben Körner, welche die Färbung reifer Früchte, der Antheridien der Charen und Moose bewirken, entstehen durch Degradation der Chlorophyllkörner und finden weiter keine physiologisch-chemische Verwendung.

Als Nebenproducte des Stoffwechsels kann man solche Stoffe bezeichnen, welche während des Stoffwechsels entstehen, aber keine weitere Verwendung für den Aufbau neuer Zellen finden, vielmehr an den Orten ihrer Entstehung unthätig liegen bleiben; so entstehen bei der Keimung vieler Samen (Dattel, Ricinus, Phaseolus, Faba) in bestimmten Zellen gerbstoffähnliche Verbindungen, in vielen Fällen rothe Farbstoffe, welche, ohne eine wahrnehmbare Veränderung zu erfahren, in diesen Zellen verbleiben, während die übrigen Stoffe der Keimpflanze die mannigfaltigsten chemischen Wandlungen und Ortsveränderungen im Interesse des Wachsthums erfahren. Ebenso verhalten sich die ätherischen Oele in den Drüsen der Blätter, der Kautschuck in den Milchsaftröhren, die Harze und harzbildenden Stoffe in den Harzgängen, wohl auch die gummiähnlichen Verbindungen in den Gummigängen so vieler Pflanzen. In diese Kategorie dürfte wohl auch ein grosser Theil der Pflanzensäuren und manche Alkaloide gehören. — Irgend eine Bedeutung dieser Stoffe für die innere Oekonomie der Pflanze ist bis jetzt nicht bekannt; für den oxalsauren Kalk wurde schon die Theorie

Holzner's erwähnt, wonach er als Nebenproduct entsteht, wenn die an den Kalk gebundene Schwefelsäure durch Oxalsäure ausgetrieben wird, um dann weiteren Zersetzungen zu unterliegen, während die für weitere Stoffbildungen überflüssige Basis des Salzes, verbunden mit der als Nebenproduct entstandenen Oxalsäure, also oxalsaurer Kalk in Krystallform unthätig und unbenutzt da liegen bleibt, wo die Verbindung entstand. — Von den Farbstoffen ist eine Beziehung zum Chemismus in der Pflanze nur für den grünen Chlorophyllfarbstoff bekannt, ohne dessen Gegenwart keine Sauerstoffabscheidung, also auch keine Assimilation erfolgt.

Von einer langen Reihe anderer Stoffe, vielen Farbstoffen, Säuren, Alkaloiden, Wachs, Gerbstoffen, Pectinstoffen u. a. ist weder eine Beziehung zu den übrigen Vorgängen des Stoffwechsels, noch irgend eine physiologische Bedeutung für das Pflanzenleben bekannt.

In manchen Fällen werden Stoffe, die für das Wachsthum selbst und für den damit verbundenen Stoffwechsel bedeutungslos geworden sind, doch für andere Zwecke der Vegetation wichtig, unentbehrlich; so werden an den Nectarien zuckerhaltige Säfte ausgeschieden, die der Pflanze nur insoweit dienen, als sie von Insecten gesucht werden, die bei dieser Gelegenheit die Uebertragung des Pollens vermitteln; zu ähnlichem Zwecke wird ein Theil des Antherengewebes der Orchideen in eine schmierige, klebrige Substanz verwandelt, durch welche die Pollinarien am Rüssel der Insecten hängen bleiben; so sind ferner die wohlschmeckenden und nahrhaften Stoffe in den Pericarpien für das Wachsthum der Samen unmittelbar verloren, aber sie vermitteln die Aussaat durch Thiere, welche die Früchte geniessen und die Samen ausstreuen u. s. w.

Wenden wir uns nun, nach dieser vorläufigen Orientirung über die verschiedene Bedeutung der Stoffwechselproducte für das Leben der Pflanze, nochmals zu der wichtigsten Gruppe organischer Verbindungen, die oben als Baustoffe bezeichnet werden.

Die Entscheidung darüber, ob eine chemische Verbindung zu den Baustoffen der Zellhaut und Protoplasmagebilde gehört, hängt von ihrem Verhalten bei dem Wachsthume, von ihrer chemischen Zusammensetzung, ihrem Erscheinen und Verschwinden in wachsenden Zellen und Geweben oder neben diesen und ihren chemischen Beziehungen zu anderen Stoffen, zumal zu dem Zellhautstoffe und den Protoplasmagebilden ab. — Die Sporen, Samen, Zwiebeln, Knollen, Rhizome, die ausdauernden Theile der Holzpflanzen und andere Reservestoffbehälter enthalten nun jederzeit organische Verbindungen aus zweierlei Gruppen; einerseits ist nämlich immer stickstoffhaltige Substanz in Form von Eiweissstoffen (oft mehreren verschiedenen, wie in den Getreidekörnern) vorhanden, die in chemischer Hinsicht von dem Protoplasma kaum abweicht und in saftigen Reservestoffbehältern auch die Form des Protoplasma darbietet; man darf schon aus dieser Uebereinstimmung, noch mehr aber, wenn man die Wanderungen dieser Stoffe und andere Verhältnisse berücksichtigt, den Schluss ziehen, dass in ihnen das Material zur Bildung des Protoplasma in den neuzubildenden Organen gegeben ist. Andererseits enthalten alle diese Reservestoffbehälter eine oder mehrere stickstofffreie Verbindungen aus den Reihen der Kohlehydrate und Fette; in den Samen und Sporen ist gewöhnlich sehr viel Fett und keine oder wenig Stärke, in vielen Samen aber sehr viel Stärke neben wenig Fett vorhanden; in den Knollen, vielen Zwiebeln, Rhizomen, Stämmen ist meist viel Stärke neben wenig Fett aufgespei-

chert, in manchen Knollen (Dahlia, Helianthus tuberosus) ist die Stärke durch Inulin vertreten, in der Zwiebel von Allium Cepa durch eine dem Traubenzucker ähnliche Substanz, in der Wurzel der Runkelrübe durch krystallisirbaren Rohrzucker; geringe Beimengungen von Fett scheinen niemals zu fehlen, und in manchen Fällen, zumal in vielen Samen ist es allein (ohne Kohlehydrate) vorhanden (Ricinus, Kürbis, Mandel u. a.).

Neben den Eiweissstoffen, Kohlehydraten und Fetten können noch verschiedene andere Verbindungen in den Reservestoffbehältern vorkommen; aber die Beschränkung derartiger Stoffe auf bestimmte Pflanzenarten zeigt schon, dass ihnen nicht die Bedeutung wie jenen zukommt, sie können für das Wachsthum der betreffenden Species sehr wichtig sein, aber Genaueres ist darüber noch in keinem Falle bekannt.

Da man nun Samen, Knollen und andere mit Reservestoffen erfüllte Pflanzentheile zur Entfaltung von Knospen, zum Wachsthum der Wurzeln, oft selbst zur Bildung von Blüthen und Fruchtanlagen veranlassen kann, indem man ihnen reines Wasser und sauerstoffhaltige Luft zuführt, während die Bedingungen der Assimilation (Chlorophyll, Licht) ausgeschlossen sind, so folgt ohne Weiteres, dass die in den Reservestoffbehältern aufgespeicherten Stoffe das Material zum Wachsthum der neuen Blätter, Wurzeln, Blüthen liefern; dem entsprechend entleeren sich auch die Reservestoffbehälter in dem Maasse, wie das Wachsthum der neuen Organe fortschreitet; sind sie endlich völlig entleert, so hört das weitere Wachsthum auf, wenn nicht Licht und Chlorophyll zusammenwirken, um neues Baumaterial durch Assimilation zu bilden. Es ist ferner leicht, die Reservestoffe durch mikrochemische Reactionen auf ihrem Wege aus den Behältern zu den wachsenden Organen hin in den leitenden Geweben zu verfolgen und ihre Beziehung zum Wachsthum bestimmter Gewebe zu erkennen; zunächst führt ein ins Einzelne gehendes Studium zu der Ueberzeugung, dass die Eiweissstoffe der Reservestoffbehälter als solche wiedererscheinen in dem Protoplasma der neugebildeten Organe, sie haben, abgesehen von vorübergehenden qualitativen Veränderungen, nur ihren Ort gewechselt; andererseits zeigt sich, dass Fett und die Kohlehydrate, welche in den Reservestoffbehältern aufgehäuft waren, endlich als solche ganz oder bis auf kleine Reste (Fett) verschwinden; dafür ist dann aber eine Masse neuer Zellhäute vorhanden, die früher nicht da waren, und das Material zu ihrer Bildung kann unter den gegebenen Umständen nur aus den Kohlehydraten, oder wo diese fehlen, aus den Fetten, die nun verschwunden sind, hergeleitet werden. Wenn man so zu der Ueberzeugung kommt, dass Stärke, Zucker, Inulin, Fett die zellhautbildenden Stoffe der Pflanze sind, zunächst, insofern sie sich aus einem Reservestoffbehälter ernährt, so ist damit keineswegs gesagt, dass der ganze Vorrath derselben ausschliesslich zur Zellhautbildung benutzt werde; vielmehr entstehen während des Wachsthums verschiedene andere Stoffe, Pflanzensäuren, Gerbstoffe, Farbstoffe, die wahrscheinlich ebenfalls von jenen stickstofffreien Reservestoffen abzuleiten sind; es wird auch ein Theil der stickstofffreien Substanz ganz zerstört, zu Kohlensäure und Wasser verbrannt, ein Vorgang, der bei Samen, die im Dunkeln keimen, einen Gewichtverlust von 40, selbst 50 Procent der organischen Substanz herbeiführen kann.

Vergleicht man die Reservestoffe, welche in verschiedenen Samen, Knollen,

Zwiebeln u. s. w. aufbewahrt sind, so ergiebt sich, dass mit Rücksicht auf den Hauptzweck, die Bildung neuer Organe, Stärke, Zuckerarten, Inulin und Fette physiologisch gleichwerthig sind, insofern diese Stoffe einander vertreten können; so bilden sich die Zellhäute des Samenkeims von Allium Cepa auf Kosten des fetten Oels im Endosperm, die Zellhäute der Blätter und Wurzeln aber, welche aus der Zwiebel von Allium Cepa hervorwachsen, nehmen ihr Baumaterial offenbar aus dem glycoseartigen Stoff, der die Zwiebelschalen als Lösung erfüllt; zu demselben Zwecke wird aber in der Runkelrübe Rohrzucker, in der Dahlienknolle Inulin, in der Kartoffelknolle, Tulpenzwiebel u. s. w. Stärke angehäuft und dann verbraucht. In den meisten Samen sind aber alle diese Kohlehydrate durch Fett vertreten, und es ist nicht zweifelhaft, dass dieses bei der Bildung der neuen Organe das Material zum Wachsthum der Zellhäute hergiebt.

In die Reihe dieser physiologisch gleichwerthigen Stoffe gehört endlich der Zellstoff selbst; auch er kann als Reservestoff in grosser Menge abgelagert werden: so im Endosperm der Dattel, deren harter Kern zum grössten Theil aus Zellstoff besteht, der in Form getüpfelter Verdickungsmassen der Endospermzellhäute vorhanden ist; diese werden unter dem Einflusse des Saugorgans am Cotyledon des Keimes aufgelöst, ihre Lösungsproducte in die wachsenden Keimtheile eingeführt, um hier schliesslich das Material zu dem Wachsthume der neuen Zellwände herzugeben.

Vergleicht man dagegen die Stoffe, welche in den ruhenden Samen, Knollen, Zwiebeln und anderen Reservestoffbehältern vorhanden sind, mit den Stoffen, welche in den leitenden Geweben und wachsenden Organen der Keimtriebe und jungen Wurzeln auftreten, und von denen wir schon wissen, dass sie nothwendig aus jenen entstehen müssen, weil kein anderes Material vorhanden ist, so ergiebt sich, dass die Reservestoffe während ihres Verbrauchs zum Wachsthum und während ihrer Wanderung zu den wachsenden Organen, wiederholten Metamorphosen unterliegen, bevor die stabile Form des Zellstoffes erreicht wird. So tritt in allen ölhaltigen Samen während der Keimung vorübergehend Zucker und Stärke auf, oft in grossen Massen sich anhäufend, bis sie endlich am Ende der Keimung verschwinden; in dem Grade, wie sie entstehen, mindert sich das ursprünglich vorhandene Fett, in dem Grade, wie sie wieder verschwinden, mehrt sich der Zellstoff der Zellhäute. Die Stärke anderer Reservestoffbehälter wandert aus diesen in wachsende Organe unter Auftreten von Zucker, es bildet sich in den wachsenden Geweben selbst vorübergehend wieder feinkörnige Stärke, die endlich mit dem Wachsthume der Zellhäute wieder verschwindet. Diese transitorische Stärkebildung in den wachsenden Geweben selbst ist eine ungemein verbreitete Erscheinung, gleichgiltig, ob die Reservestoffbehälter mit Fett, Inulin, Zucker, Stärke oder Zellstoff gefüllt waren. Die transitorische Stärke erscheint in den Parenchym- und Epidermiszellen junger Organe, nur selten in denen der Fibrovasalstränge, nachdem sie sich eben aus dem Urmeristem differenzirt haben, und verschwindet, wenn das letzte rasche Längenwachsthum sich vollzieht, gewöhnlich unter Auftreten und baldigem Verschwinden von Zucker (Glycose).

Auch bei dem Verbrauche und der Fortschaffung der in den Reservebehältern aufgespeicherten Eiweissstoffe scheinen entsprechende Metamorphosen vorübergehend einzutreten, obgleich sich dieselben nicht wie die der Fette und Kohle-

hydrate durch mikrochemische Beobachtungen verfolgen lassen. So geht ein Theil des Caseïns in den Cotyledonen der Leguminosen während der Keimung in Albumin über; der in Wasser unlösliche Weizenkleber (im Endosperm) wird gelöst und in die Keimpflanze übergeführt. Auch tiefer greifenden Zersetzungen scheinen die Eiweissstoffe der Samen bei der Keimung zu unterliegen; das in den Keimtheilen vorübergehend auftretende Asparagin kann nur unter theilweiser Zersetzung der Eiweissstoffe sich bilden[1]. Es scheint aber, dass diese unter dem Einflusse der energischen Oxydation, welcher der keimende Same unterliegt, entstehenden Zersetzungsproducte der Eiweissstoffe später, d. h. in den wachsenden Keimtheilen wieder zur Bildung von Eiweissstoffen verbraucht werden.

Das bisher Gesagte bezog sich auf Wachsthumsvorgänge, welche unter Verbrauch der in den Reservestoffbehältern aufgespeicherten Stoffe verlaufen; untersucht man nun in ähnlicher Weise Pflanzen, deren Reservenahrung aufgezehrt ist, deren grüne Blätter unter Mitwirkung des Lichts assimiliren und die zum Wachsthum der Knospen, Wurzeln u. s. w. nöthigen Stoffe bilden, so findet man in den leitenden Geweben der Blattnerven, Blattstiele, Internodien bis zu den Knospen und Wurzelspitzen hin dieselben Stoffe in ähnlicher Vertheilung und unter ähnlichen Metamorphosen, wie in den Keimtrieben. Daraus folgt nun, dass die chlorophyllhaltigen Assimilationsorgane für die wachsenden Theile der Pflanze dieselbe Bedeutung haben, wie die Reservestoffbehälter für die Keimtriebe, nur mit dem Unterschiede, dass jene die Baustoffe erst neu erzeugen, während sie in den Reservestoffbehältern nicht erzeugt, sondern nur aufbewahrt werden.

Die organischen Verbindungen, welche in den chlorophyllhaltigen Zellen unter Zersetzung von Kohlensäure und Wasser im Licht ursprünglich entstehen, sind gewöhnlich Kohlehydrate, und zwar meist Stärke, seltener Zucker, zuweilen Fett. Ich habe gezeigt, dass die in den Chlorophyllkörpern normal vegetirender Pflanzen so gewöhnlich vorkommenden Stärkeeinschlüsse nur dann entstehen, wenn die Pflanze den bekannten Bedingungen der Assimilation unterliegt, wenn sie unter Einfluss des Lichts Kohlensäure und Wasser zersetzt; Keimpflanzen, welche durch Wachsthum im Finstern ihren Vorrath an Reservestoffen völlig erschöpft haben und dann der Einwirkung des Lichts ausgesetz werden, bilden zunächst ihr Chlorophyll aus, und die ersten Stärkekörner, welche man einige Zeit später in der Pflanze auffindet, sind die im Chlorophyll, anfangs klein, dann immer mehr wachsend; erst später findet man Stärke auch in den leitenden Geweben der Blattstiele und Internodien bis zu den Knospen hin, die dann von Neuem zu wachsen anfangen. Ich habe ferner gezeigt, dass diese in den Chlorophyllkörnern entstehenden Stärkeeinschlüsse im Finstern verschwinden, d. h. aufgelöst und in die leitenden Gewebe übergeführt werden. Bei Allium Cepa bildet das Chlorophyll keine Stärke, in den grünen Blättern dieser Pflanzen entsteht aber eine dem Traubenzucker ähnliche Substanz in grosser Menge, die sich durch alle Gewebe der Pflanzen verbreitet; ob in den Blättern des Oelbaums in ähnlicher Weise

1) Nach Hosaeus entsteht bei der Keimung sogar Ammoniak; Borsćow behauptet auch bei der Vegetation der Pilze die Entbindung freien Ammoniaks (Mélanges biol. tirés du bulletin de l'Acad. imp. d. sc. nat. Petersbourg VII. 1868); jedoch wird dies von Wolf u. Zimmermann (Bot. Zeitg. 1871, No. 18, 19) in Abrede gestellt. — Wegen des Asparagins vergl. den Anhang zu diesem Paragraphen; die obige kurze Bemerkung ist aus der ersten Aufl. dieses Buches herübergenommen.

Mannit als Assimilationsproduct entsteht, ist noch zweifelhaft; wo man im Chlorophyll Fetttropfen findet, da scheinen diese zuweilen erst auf Kosten der dort gebildeten Stärke zu entstehen, wie namentlich aus den Vorkommnissen bei Spirogyra und Cereus hervorzugehen scheint; doch zeigte Briosi[1]) vor kurzem, dass in den Chlorophyllkörnern von Musa und Strelitzia niemals Stärkekörnchen, wohl aber Oeltropfen in ähnlicher Vertheilung angetroffen werden.

Die mikrochemische Verfolgung der Assimilationsproducte in den leitenden Geweben führt nun auch hier wieder zu dem Schluss, dass die in den chlorophyllhaltigen Zellen entstandene Stärke mannigfachen chemischen Metamorphosen unterliegt, bevor sie in die wachsenden Gewebe und in die Reservestoffbehälter gelangt. Zunächst ist zu erwähnen, dass auch während der eigentlichen Vegetationszeit die den wachsenden Theilen zugeleiteten Stoffe innerhalb des jungen Parenchyms, sobald es sich aus dem Urgewebe differenzirt, zur Bildung feinkörniger Stärke Anlass geben, welche sich hier zeitweilig, transitorisch anhäuft, um bei dem letzten raschen Wachsthum der Zellen zu verschwinden; in den ausgewachsenen Blättern wird dann von Neuem Stärke u. s. w. durch Assimilation erzeugt, in den leitenden Geweben treten später wieder Stärke und Stoffwechselproducte derselben auf, nicht um hier verwendet, sondern nur, um den noch jüngeren Theilen zugeleitet zu werden. — Die Metamorphosen der Baustoffe, welche aus den Assimilationsorganen den Reservestoffbehältern zufliessen, zeigen im Allgemeinen die umgekehrte Reihenfolge, wie bei der Keimung; die in den Blättern erzeugte Stärke verwandelt sich bei der wachsenden Runkelrübe in den Blattstielen in Glycose, aus welcher in der anschwellenden Wurzelknolle krystallisirbarer Rohrzucker entsteht, bei Helianthus tuberosus in Inulin, welches durch den Stamm den unterirdischen Knollen zugeleitet wird, bei der Kartoffel, deren fertige Blätter Stärke bilden, findet man in den leitenden Geweben vorwiegend eine der Glycose ähnliche Substanz, die sich bis in die wachsenden Knollen hineinzieht und dort offenbar das Material zur Bildung der grossen Stärkemassen liefert; in den reifenden Früchten und Samen findet man gewöhnlich reichlich Glycose, welche mit der Reife aus den Samen verschwindet, indem sich die Stärke in deren Reservestoffbehältern bildet; bei Ricinus entsteht das Fett des Endosperms offenbar auf Kosten der dem Samen zugeleiteten zuckerartigen Substanz; im Embryo derselben Pflanze, sowie der Cruciferen wird vorübergehend feinkörnige Stärke gebildet, welche mit der Reife verschwindet und durch fettes Oel ersetzt wird.

Ob nun auch die eiweissartigen Stoffe schon in den assimilirenden, chlorophyllhaltigen Zellen entstehen, oder nur hier entstehen können, ist eine noch ungelöste Frage; dass sie in den chlorophyllhaltigen Zellen der Algen entstehen, ist nicht fraglich, ob sie aber bei Pflanzen mit differenzirten Geweben auch nur in den chlorophyllhaltigen Zellen sich bilden können, ist darnach nicht zu entscheiden; jedenfalls zeigen die Versuche über künstliche Ernährung der Hefepilze, dass diese im Stande sind, aus Zucker und einem Ammoniak- oder salpetersauren Salz (unter Assistenz der Aschenbestandtheile) nicht nur Zellstoff, sondern auch Eiweissstoffe zu bilden, wie aus der Vermehrung des Protoplasma der sich rasch

1) Briosi: Botan. Zeitung, 1873, No. 34, 35; die anatomischen Befunde sprechen allerdings für die Annahme, dass bei Musa und Strelitzia das Fett an Stelle der Stärke durch Assimilation entsteht, doch wären experimentelle Nachweise, ähnlich wie ich sie für die Stärkeeinschlüsse der Chlorophyllkörner geliefert habe, erwünscht.

vermehrenden Zellen folgt; können dies nun die farblosen Hefezellen, so darf man bis auf Weiteres glauben, dass auch die nicht chlorophyllhaltigen Zellen anderer Pflanzen Eiweissstoffe erzeugen, wenn ihnen nur von den Blättern her Kohlehydrate oder Fette (oder beides) und von der Wurzel her Ammoniak- oder salpetersaure Salze zugeführt werden. Dass die Bildung eiweissartiger Stoffe in dieser Weise wahrscheinlich innerhalb der leitenden Gewebe der Blattstiele und der Internodien stattfindet, darf aus der Ablagerung des oxalsauren Kalkes in diesen Geweben geschlossen werden, insofern bei der Bildung des letzteren die Schwefelsäure von dem Kalk getrennt wird, deren Schwefel in die chemische Formel der Eiweissstoffe eintritt (vergl. mein Handbuch der Experimentalphysiologie p. 345).

Wenn mit dem Schluss der Vegetationsperiode die Blätter sich entleeren, die einjährigen Theile absterben, so wird nicht nur die in jenen zuletzt gebildete Stärke, sondern auch die Substanz der Chlorophyllkörner selbst aufgelöst und durch die Blattstiele den Reservestoffbehältern zugeführt; die Blätter entleeren sich, alle noch nutzbaren Stoffe werden den dauernden Organen einverleibt; sie entfärben sich; gewöhnlich bleibt als Rest der aufgelösten Chlorophyllkörner eine Anzahl sehr kleiner, gelber, glänzender Körnchen in den Mesophyllzellen zurück, die herbstlich entleerten Blätter sind dann gelb, und wenn sie roth erscheinen, rührt dies von einem rothen Safte her, der neben jenen Körpern die Zellen erfüllt; ausserdem bleiben in den abfallenden Blättern oft enorme Mengen von oxalsauren Kalkkrystallen übrig; die für die Pflanze werthvolleren Aschenbestandtheile, Phosphorsäure und Kali besonders, wandern mit der Stärke und den protoplasmatischen Gebilden in die dauernden Theile über; so dass also die abfallenden Blätter nur noch aus einem Gerüst von Zellhäuten und den für die Pflanze werthlosen Nebenproducten des Stoffwechsels bestehen.

Der Transport der assimilirten Stoffe in der Pflanze ist seiner Richtung nach dadurch bestimmt, dass er einerseits von den Assimilationsorganen aus zu den wachsenden Theilen und zu den Reservestoffbehältern hin stattfindet, während des Erwachens der neuen Vegetation aber von den Reservestoffbehältern aus zu den wachsenden Organen; da neue Organe gewöhnlich ober- oder unterhalb der Reservestoffbehälter und der assimilirenden Blätter entstehen, so versteht es sich von selbst, dass gleichzeitig auch die Bewegung der assimilirten Stoffe in entgegengesetzten Richtungen erfolgt.

Als leitende Gewebe für den Transport der Baustoffe dienen bei Pflanzen mit differenzirten Gewebesystemen einerseits das Parenchym, andererseits die dünnwandigen Zellen des Phloëms der Fibrovasalstränge; in dem immer sauer reagirenden Parenchym des Grundgewebes werden die Kohlehydrate und Fette, in dem Weichbast die eiweissartigen, schleimigen, alkalisch reagirenden Stoffe fortgeführt; gewöhnlich finden sich, wie Briosi kürzlich zeigte, in dem eiweissartigen Schleim der Siebröhren auch sehr kleine Stärkekörner, deren Vorhandensein ich früher bei der herbstlichen Entleerung der Blätter und bei raschem Wachsthum angegeben hatte [1]). — Wo Milchsaftgefässe vorhanden sind, da stellen

1) Briosi: Bot. Zeitg. 1873 No. 20—22. — Ob der von Briosi gegebene Nachweis des gewöhnlichen Vorkommens von kleinen Stärkemengen in den Siebröhren, sowie der Möglichkeit ihres Durchtrittes durch die Poren der Siebplatten hinreicht, die Siebröhren als eigent-

diese eine offene Verbindung zwischen allen Organen der Pflanze her; sie enthalten Eiweissstoffe, Kohlehydrate und Fette, aber auch Nebenproducte des Stoffwechsels, wie Kautschuck und giftige Stoffe, deren Vorhandensein jedoch die hier in Anspruch genommene Bedeutung der Milchsaftgefässe ebenso wenig ausschliesst, wie die Gegenwart von Zersetzungsproducten im Blut die Bedeutung der Blutgefässe als Transportorgane der Nahrungssäfte aufhebt (vergl. meine Exper.-Phys. 1865 p. 386) [1]).

Ihrer Form nach ist die Bewegung der assimilirten Stoffe gewöhnlich eine moleculare, d. h. Diffusionsbewegung, überall wo es sich um den Transport durch geschlossene Zellen handelt; der durch Gewebespannung und Turgor verursachte Druck strebt ausserdem dahin, die Säfte nach der Richtung des geringsten Widerstandes, der immer an den Verbrauchsorten liegt, hinzutreiben. In dem Systeme durchbohrter Siebröhren und in den Milchsaftgefässen wird die Bewegung der Stoffe nothwendig eine Massenbewegung sein, veranlasst durch ungleichen Gewebedruck an verschiedenen Stellen und durch die Zerrungen und Krümmungen, welche der Wind bewirkt.

So weit es sich um Diffusionsbewegungen handelt, gilt auch hier die Regel, dass jede Zelle, welche einen Stoff zersetzt, unlöslich macht, zum Wachsthum verbraucht, auf die gelösten Moleküle dieses Stoffes in der Nachbarschaft wie ein Anziehungscentrum einwirkt, die Moleküle strömen den Verbrauchsorten zu, weil durch den Verbrauch das molekulare Gleichgewicht der Lösung zerstört wird; andererseits wird jede Zelle, welche eine neue lösliche Verbindung erzeugt, wie ein Abstossungscentrum auf die gelösten Moleküle wirken, weil die beständig wachsende Concentration am Erzeugungsorte ein Hinströmen der Moleküle nach den Orten geringer Concentration, die zumal an den Orten des Verbrauchs beständig sinkt, veranlasst. — Wenn solchergestalt Verbrauch und Erzeugung bestimmter Verbindungen die Diffusionsbewegung veranlassen, so muss in den Stoffmetamorphosen selbst, also in dem chemischen Process, die nächste Ursache der molekularen Bewegung der gelösten Stoffe liegen. Die Metamorphosen finden, wie wir sahen, nicht nur an den Orten des Verbrauchs zum Wachsthum, sondern schon in den leitenden Geweben statt, und diese Erzeugung transitorischer Verbindungen muss die Bewegung nach den Orten der Ablagerung und des Wachsthums hin begünstigen. Ganz besonders ist in diesem Sinne die Bildung der unlöslichen Stärke eine wichtige Thatsache. Kommt es z. B. darauf an, die in den Blättern der Kartoffel erzeugte Stärke in die Knollen zu transportiren, so muss sie nothwendig in eine lösliche Form übergehen, die wir in den leitenden Geweben des Stammes als Glycose vorfinden; würde sich aber diese Glycose in den Knollen nicht weiter verändern, so würde sich eine Glycoselösung von immer steigender

---

liche Transportorgane der Stärke, in demselben Sinne, wie sie es für die Eiweissstoffe sind, zu betrachten, scheint sehr fraglich; diese kleinen Stärkemengen können den Siebröhren aus dem benachbarten Parenchym zukommen, um daselbst in jungen Organen als Wachsthumsmaterial zu dienen oder (in älteren) vielleicht das Material zur Bildung von Eiweissstoffen zu liefern, die innerhalb der Siebröhren vielleicht aus Kohlehydraten und Stickstoffverbindungen unter Zersetzung von schwefelsaurem Kalk (und Bildung von Oxalatkrystallen in der Umgebung des Phloëms) entstehen.

1) Vergl. auch E. Faivre: »sur le latex du murier blanc« (Ann. des sc. nat. 5me série, T. X.).

Concentration in den leitenden Geweben und der Knolle gleichförmig vertheilen, eine vollständige Ansammlung des Reservestoffes in der Knolle allein wäre unmöglich; allein die Glycose wird in der Knolle verbraucht zur Bildung von Stärkekörnern, es kann also beständig ein neues Quantum nachströmen, und so wird nach und nach die ganze Masse des in den Blättern erzeugten Materials in die Reservestoffbehälter übertragen; die Stärke wird erst in Glycose, diese wieder in Stärke verwandelt, und eben in diesem chemischen Processe liegt das Vehikel der Bewegung. Gewöhnlich wird schon in dem leitenden Parenchym transitorische Stärke gebildet, die natürlich nicht als solche von Zelle zu Zelle wandert, sondern dadurch sich fortbewegt, dass die Körner in der einen Zelle sich lösen, das Lösungsproduct diffundirt in die nächste Zelle und wird dort zur Bildung von Stärkekörnern verbraucht, die sich dann wieder lösen u. s. w. — Wenn sich ferner in den Knollen der Runkelrübe Rohrzucker bildet, so wird dadurch die Bewegung der Glycose, welche aus der im Chlorophyll assimilirten Stärke entsteht, nach der Knolle hin gefördert; jedes Glycosetheilchen wird, wenn es in die Knolle gelangt, chemisch verändert, verbraucht und somit das moleculare Gleichgewicht der Glycoselösung zerstört, die Wurzel wirkt wie ein anziehender Körper auf die Glycose in den Blattstielen; die beständige Entstehung von Glycoselösung in den Blättern aber auf Kosten der Stärke bewirkt dort ein Steigen der Concentration und ein Fortströmen der Moleküle gegen die Wurzel hin, wo die Concentration der Glycose beständig sinkt, indem die des Rohrzuckers steigt. — Denselben Sinn hat offenbar die Bildung des Inulins in den Dahlien- und Topinamburknollen, die Bildung der Fette in den reifenden Samen auf Kosten des ihnen zuströmenden Zuckers.

Die Mitwirkung des Druckes, den die Gewebespannung auf die Zellsäfte ausübt, zur Bewegung nach den Verbrauchsorten hin folgere ich, auch wo es sich um geschlossene Zellen handelt, aus der Thatsache, dass an den Querschnittsflächen saftiger Organe namhafte Mengen von Gewebeflüssigkeit, sowohl aus dem Parenchym, wie aus den Cambiformzellen hervortreten, die offenbar durch innere Druckkräfte hervorgepresst werden. Da nun in den Knospen und Wurzelspitzen die Gewebespannung und der Turgor immer geringer ist als an den älteren Theilen, so wird von diesen aus das Streben zur Filtration der Säfte nach jenen hin vorhanden sein und im gleichen Sinne wie die Diffusion wirken.

Dass auch der Inhalt der durchbohrten Siebröhren und Milchsaftgefässe unter bedeutendem Druck von Seiten der umgebenden Gewebe steht, zeigt das massenhafte Ausquellen dieser Säfte bei Durchschneidung der Organe. Die dem Druck unterliegende Flüssigkeit wird innerhalb dieser Röhren dahin auszuweichen suchen, wo der Druck geringer ist, also wieder in die Knospen- und Wurzelspitzen; zugleich werden die Krümmungen und Zerrungen der Organe durch den Wind bewirken, dass die Inhaltsflüssigkeit der Siebröhren und Milchsaftgefässe von den sich krümmenden älteren Theilen aus gegen die spannungslosen Knospentheile hin gedrückt wird.

Das hier in gedrängter Kürze Mitgetheilte stützt sich auf eine Reihe ausführlicher mikrochemischer und experimenteller Untersuchungen, welche ich in der Bot. Zeitung 1859, 1862, 1863, 1864, 1865, ferner in Pringsheim's Jahrbuch f. wiss. Bot. Bd. III, p. 183 f., ferner in der Flora 1862, p. 139, 289 und Flora 1863, p. 33 und 193 beschrieben und in meinem Handbuche der Experimental-Physiologie in der Abtheilung »Stoffmetamorphosen« im Zu-

sammenhange dargestellt habe[1]. Die Begründung der hier mitgetheilten Anschauungen wird der Leser in diesen Schriften finden, hier mögen dagegen einige Beispiele zur besseren Veranschaulichung des über die Stoffmetamorphosen und über die Wanderung der assimilirten Stoffe Gesagten dienen, wobei im Voraus zu bemerken ist, dass ich unter Traubenzucker, oder Zucker schlechthin, eine im Zellsaft gelöste, Kupferoxyd leicht reducirende, in starkem Alkohol leicht lösliche Substanz verstehe, die indessen nicht immer genau dem Traubenzucker der Chemiker entsprechen mag, worauf bei dem hier verfolgten Zweck wenig ankommt.

1) Die Zwiebelschalen der Tulpe, d. h. die 4—5 farblosen, dicken, als Reservestoffbehälter dienenden Blätter, enthalten, so lange die Pflanze ruht, neben beträchtlichen Mengen schleimiger, eiweissartiger Substanz, sehr viel grobkörnige Stärke in ihrem Parenchym. Zucker lässt sich um diese Zeit auf mikrochemischem Wege nicht nachweisen. Sobald die im Innern der Zwiebel verborgene Knospe des Laub- und Blüthenstengels, die sammt allen Blüthentheilen schon im vorigen Sommer angelegt ist, im Februar zu treiben beginnt und die Wurzeln aus dem Zwiebelkuchen austreten, findet man im Parenchym der Zwiebelschalen neben der Stärke auch kleine Mengen von Zucker; das ganze Parenchym und die Epidermis des Laubstengels, der jungen Laubblätter, des Perigons, der Antheren, Filamente und der Carpelle erfüllt sich mit feinkörniger Stärke, deren Substanz offenbar aus den Zwiebelschalen abstammt, wo die Stärkekörner sich in Zucker umwandeln, welcher in die wachsenden Organe hinüber diffundirt und dort, soweit er nicht unmittelbar verbraucht wird, wieder zur Bildung von Stärkekörnern das Material liefert.

Neben dem Verbrauch zu dem anfangs langsamen Wachsthume der Zellhäute dauert diese transitorische Stärkebildung auf Kosten der in den Zwiebelschalen enthaltenen, in den jungen Internodien, Laubblättern und Blüthentheilen anfangs fort; die Zellen vergrössern sich und erfüllen sich immer mehr mit feinkörniger Stärke bis zu der Zeit, wo die Knospe über den Boden kommt (Fig. 470); alsdann erfolgt die rasche Streckung des Stengels, die Laubblätter breiten sich aus, die Blüthenknospe entfaltet sich; bei der raschen und beträchtlichen Vergrösserung der Zellen, welche diese Entfaltung bedingt, verschwindet nun in allen diesen Theilen die feinkörnige Stärke unter vorübergehendem Auftreten von Zucker; sie liefert das Material zum Wachsthum der Zellhäute; wenn sich alle oberirdischen Theile vollkommen entfaltet haben, sind ihre nun viel grösseren Zellen stärkeleer. Der entsprechende Verlust, den die Zwiebelschalen bis dahin erfahren, macht sich an der Verminderung ihrer Stärkekörner deutlich bemerkbar, man findet sie in allen Stadien der Auflösung begriffen; gleichzeitig nimmt auch der Turgor der Zwiebelschalen ab, sie werden runzelig; die Zuckerbildung in ihnen auf Kosten der Stärke dauert noch fort, auch wenn die oberirdischen Theile ihr Wachsthum bereits beendigt haben. Die in den Zwiebelschalen aufgespeicherte Stärke findet nämlich noch eine andere Verwendung; während sich der Blüthenstengel entfaltet, beginnt auch schon die Ersatzknospe in der Axel der obersten Zwiebelschale sich rasch auszubilden (angelegt war sie bereits im vorhergehenden Sommer); ihre Niederblätter schwellen an und füllen sich mit Stärke; der zum Wachsthum des Blüthenstengels nicht verbrauchte Rest derselben wandert aus den Schalen der Mutterzwiebel durch den Zwiebelkuchen in die junge Zwiebel (2 in Fig. 470); jene werden nach und nach völlig entleert, während die grünen Laubblätter am Licht assimiliren und zum Wachsthum der neuen Zwiebel das Ihrige beitragen, schrumpfen sie völlig zusammen; mit dem Verluste an assimilirten Stoffen geht der des Wassers Hand in Hand. Die Schalen der blühenden Mutterzwiebeln vertrocknen endlich zu dünnen braunen Häuten (auch der Blüthenstengel stirbt später ab), welche nun als schützende Hülle für die herangewachsene Tochterzwiebel

1) Die neueren Arbeiten von Schröder (Jahrb. f. wiss. Bot. VII, p. 261), Sorauer, Siewert, Roestell u. A. (zusammengestellt in Jahresbericht über die Fortschritte der Agriculturchemie für 1868 und 1869 von Hoffmann und Peters. Berlin 1871) enthalten neue Bestätigungen meiner genannten Darstellung.

dienen; die sich in letzterer sammelnden Reservestoffe stammen zum Theil von denen der Mutterzwiebel ab, sie werden aber durch die Assimilationsproducte der grünen Blätter des Blüthenstengels vervollständigt. Ist dieser dann auch abgestorben, so bleibt von der ganzen Pflanze Nichts übrig als die Ersatzknospe, die sich zur neuen Zwiebel ausgebildet hat und einstweilen keine neuen Organe entfaltet, sie ruht scheinbar; allein im Innern wächst das Stammende langsam weiter, erzeugt neue Blattanlagen und die Blüthenknospe fürs nächste Jahr, wo sich dann der beschriebene Process wiederholt.

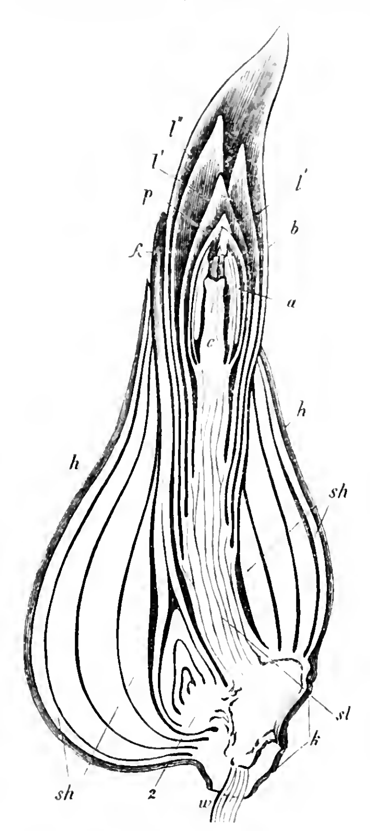



Fig. 170. Längsschnitt einer austreibenden Zwiebel von Tulipa praecox; *h* braune, die Zwiebel überziehende Häute; *k* der Zwiebelkuchen, d. h. der die Zwiebelschalen (Niederblätter) *sh sh* tragende Stammtheil; *sl* der verlängerte, die Laubblätter *l' l'* tragende Stammtheil, der oben in die terminale Blüthe übergeht; *c* der Fruchtknoten, *a* Antheren, *p* Perigon. — *z* Seitenknospe (junge Zwiebel) in der Axel der jüngsten Zwiebelschale; bei *λ* die Spitze des ersten Blattes dieser Seitenknospe, die sich als Ersatzknospe zur nächstjährigen Zwiebel ausbildet — *w* die Wurzeln, welche an den Fibrovasalsträngen des Zwiebelkuchens entspringen.

Es wurde bisher nur die Beziehung der Stärke und des aus ihr entstandenen Zuckers zum Wachsthum angedeutet; nebenher entstehen aber auch, und wahrscheinlich ebenfalls auf Kosten dieser Kohlehydrate, noch andere Stoffe, die Farbstoffe der Blüthe, das fette Oel in den Pollenkörnern u. a. Die in den Zwiebelschalen anfangs enthaltenen Eiweissstoffe entfernen sich aus ihnen ebenfalls, sie liefern das Material zur Bildung des Protoplasma in den jungen Zellen des wachsenden Blüthenstengels, ein grosser Theil wird offenbar als Bildungsmaterial der Chlorophyllkörner in den ergrünenden Laubblättern verwendet, deren Aufgabe es nun ist, durch Assimilation mindestens ebenso viel Stoffe zu erzeugen, als zum Aufbau des wieder absterbenden Blüthenstengels verwendet worden sind, und diese an die Zwiebel abzuliefern.

2) Der reife Same von Ricinus communis enthält einen Embryo von sehr geringer Masse inmitten eines reichlich entwickelten Endosperms; beide enthalten keine Stärke; auch keinen Zucker oder andere Kohlehydrate, wenn man von der sehr geringen Gewichtsmenge des Zellstoffs der dünnen Zellwände absieht. — Die Reservenahrung besteht aus sehr viel fettem Oel (bis zu 60 Proc.) und eiweissartigen Stoffen, deren Mengung und Gestaltsverhältnisse schon p. 54 dargestellt wurden. — Das sehr geringe im Embryo enthaltene Quantum derartiger Stoffe würde nur für eine erste und höchst unbedeutende Entwickelung der Keimtheile ausreichen, die enorme Vergrösserung derselben bei der Keimung muss daher fast ganz auf die Rechnung der im Endosperm abgelagerten Substanzen gesetzt werden. Das Endosperm von Ricinus wächst während der Keimung um ein sehr Beträchtliches, wie Mohl zuerst zeigte, das dazu verbrauchte Stoffquantum wird also dem Keime entzogen. Die beiden dünnen breiten Cotyledonen bleiben, mit ihren Oberflächen an einander liegend, im Endosperm stecken, nachdem die Wurzel und das hypocotyle Stammstück längst aus dem Samen ausgetreten sind; sie berühren mit ihren Rückenflächen das Endospermgewebe, das sie allseitig umgiebt, und nehmen die Reservestoffe aus ihm auf, indem sie sich langsam vergrössernd seinem Wachsthum folgen. Wenn die Keimtheile schon eine sehr beträchtliche Vergrösserung erfahren haben, die Wurzel viele Seitenwurzeln entwickelt hat, streckt sich das hypocotyle Glied derart, dass die Cotyledonen aus dem nun völlig entleerten, zu

einem dünnhäutigen Sack zusammengeschrumpften Endosperm herausgezogen, über die Erde emporgehoben und am Licht ausgebreitet werden, wo sie noch beträchtlich fortwachsen und grünen, um fortan als erste Assimilationsorgane zu dienen.

Wie bei der Keimung aller ölhaltigen Samen, entsteht auch hier im Parenchym jedes wachsenden Theils Stärke und Zucker, die erst nach vollendetem Wachsthum der betreffenden Gewebecomplexe aus diesen verschwinden. Da auch das Endosperm hier selbständig wächst, so wird, der allgemeinen Regel folgend, in ihm transitorisch Stärke und Zucker erzeugt. Die Cotyledonen nehmen das fette Oel, wie es scheint, als solches aus dem Endosperm in sich auf, und von hier verbreitet es sich in dem Parenchym des hypocotylen Gliedes und der Wurzel, um erst in den wachsenden Geweben selbst als Material zur Bildung von Stärke und Zucker zu dienen, die ihrerseits nur Vorläufer der Zellhautbildung sind. Bei diesen Wachsthumsvorgängen entsteht aber auch Gerbstoff, der keine weitere Verwendung erfährt, er bleibt in den vereinzelten Zellen, wo er sich sammelt, bis nach beendigter Keimung anscheinend unverändert liegen; es ist kaum zweifelhaft, dass das Material zur Bildung dieses Gerbstoffs ebenfalls, wenn auch vielleicht erst nach vielfachen Metamorphosen, von dem fetten Oel des Endosperms abstammt. — Die Sauerstoffaufnahme, welche bei jedem Wachsthumsprocess, zumal auch bei allen Keimungen unentbehrlich ist, hat hier und bei sämmtlichen ölhaltigen Samen noch eine weitere Bedeutung, insofern die Bildung von Kohlehydraten auf Kosten des fetten Oels mit Sauerstoffaufnahme in die Substanz verbunden ist.

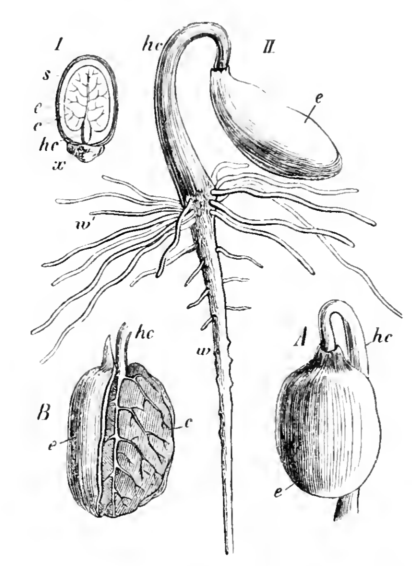



Fig. 471. Ricinus communis: *I* der reife Same längs durchschnitten, *II* die Keimpflanze, deren Cotyledonen noch im Endosperm stecken, was durch *A* und *B* noch näher ersichtlich wird. — *s* Samenschale, *e* Endosperm, *c* Cotyledon, *hc* hypocotyles Stammglied, *w* Hauptwurzel, *w'* Nebenwurzeln derselben; *x* ein den Euphorbiaceen eigenthümliches Anhängsel des Samens.

Da die Stoffmetamorphosen mit dem Wachsthum der einzelnen Theile gleichen Schritt halten, so ändert sich die Vertheilung der Stoffwechselproducte in den Geweben beständig und kann nur durch Beachtung aller hier obwaltenden Umstände verstanden werden. Die mikrochemische Untersuchung der Keimpflanze in dem durch Fig. 471 *II* repräsentirten Zustand ergiebt z. B. folgende Vertheilung: im Endosperm findet sich neben vielem Fett wenig Stärke und am Umfang auch Zucker; in den langsam wachsenden Cotyledonen ist Epidermis und Parenchym mit Fetttropfen erfüllt, zahlreiche Epidermiszellen enthalten Gerbstoff, Stärkekörnchen finden sich nur im Parenchym der Blattnerven; das hypocotyle Stammstück, jetzt eben im raschesten Wachsthum begriffen, enthält neben verhältnissmässig wenig Oel viel Stärke und Zucker im Parenchym, und zahlreiche Zellen der Epidermis und des Parenchyms sind mit Gerbstoff erfüllt. Die Hauptwurzel hat ihr Längen- und Dickenwachsthum vorerst vollendet (später, nach der Keimung, beginnt es von Neuem), sie enthält in ihrem unteren Theile weder Stärke noch Zucker (erstere ist in der Wurzelhaube vorhanden), in ihrem oberen, wo die Seitenwurzeln entspringen, und in diesem selbst ist noch Zucker vorhanden, der hier den fortwachsenden Spitzen der letzteren zugeleitet wird. — Wenn später das hypocotyle Glied sich gerade aufgerichtet hat und vorerst nicht mehr wächst, so sind in ihm Oel, Stärke, Zucker fast ganz verschwunden, dafür sind die Zell-

häute gross geworden, die Gefässe und ersten Holz- und Bastzellen bereits verdickt u. s. w.; nach Aufrichtung des Keimstengels breiten sich die Cotyledonen stark wachsend aus, auch in ihnen verschwindet nun der Rest des fetten Oels, das sie aus dem Endosperm aufgenommen hatten, sammt der Stärke und dem Zucker. Somit ist die Keimpflanze nun in einen Zustand eingetreten, wo die stickstofffreien Reservestoffe verbraucht sind, dafür ist ein Gerüste fester und umfangreicher Zellhäute entstanden, als Nebenproduct ein Quantum von Gerbstoff in zahlreichen Zellen, sowie verschiedene andere im Samen nicht vorhandene Stoffe zurückgeblieben.

Die eiweissartigen Stoffe, welche im reifen Samen ein so eigenthümliches und inniges Gemenge mit dem Fett bilden und zum Theil in Form von Krystalloiden in den Aleuronkörnern des Endosperms enthalten sind, werden während der geschilderten Vorgänge ebenfalls aus dem Endosperm in die Keimtheile übergeführt, wo sie zur Bildung des Protoplasma dienen; während der ganzen Keimungszeit findet man die Zellen der Fibrovasalstränge, später nur die des Phloems mit eiweissartigem Schleim dicht erfüllt; in ihnen bewegen sich diese Stoffe offenbar zu den Wurzelspitzen hin, wo beständig neue Zellen gebildet werden; jede jüngste Anlage einer Seitenwurzel macht sich bei den Reactionen als eine Anhäufung eiweissartiger Substanz neben dem Fibrovasalstrange der Hauptwurzel bemerklich. Ein sehr namhafter Theil dieses Materials bleibt aber in dem oberen Stammtheile des Keimes, wo sich neue Blätter bilden, und noch mehr in den Cotyledonen selbst, um das Material zur Bildung der zahlreichen Chlorophyllkörner zu liefern.

Nach dem Verbrauch der Reservestoffe am Ende der Keimung sind die Zellen mit Ausnahme der jüngsten Knospentheile und Wurzelspitzen frei von bildungsfähigem Stoff, bei grossem Volumen und Wassergehalt besitzt die Pflanze sehr geringes Trockengewicht, dieses ist sogar geringer als das des Samens, weil ein Theil der Substanz durch den Athmungsprocess zerstört ist. Aber aus dem früheren unthätigen Stoffvorrath sind lebensfähige Organe entstanden, die Wurzeln nehmen Wasser und gelöste Nährstoffe auf, die ergrünten Cotyledonen beginnen zu assimiliren, sie erzeugen Stärke in ihrem Chlorophyll, später findet sich diese auch in dem Parenchym der Stiele und im Stengel bis in die Knospe hinein, deren junge Blätter von den Assimilationsproducten des Chlorophylls fortwachsen; anfangs ist die Entfaltung neuer Blätter, die Verdickung und Verlängerung von Stamm und Wurzel sehr langsam; aber mit jedem neu entwickelten Blatt, jeder neuen aufsaugenden Wurzel ist die Arbeitskraft der Pflanze gesteigert, an jedem folgenden Tage kann sie mehr Baumaterial erzeugen, als an jedem vorhergehenden, und so steigert sich auch die Geschwindigkeit des Wachsthums.

Untersucht man eine Ricinuspflanze zur Zeit der kräftigsten Vegetation, wo die grünen Blätter das Material für den Stoffwechsel in allen Organen liefern, so findet man in ihrem Chlorophyll Stärke, die sich von hier aus durch das Parenchym der Blattnerven, Blattstiele in den Stamm abwärts bis in die Wurzel, aufwärts bis in die jungen noch nicht assimilirenden Blätter verbreitet; der Ueberschuss, der nicht unmittelbar zum Wachsthum verbraucht wird, lagert sich in reichlicher Menge im Mark und in den Markstrahlen ab; hier ist die Stärke (ausser im Chlorophyll) überall von Zucker begleitet, offenbar ist er es, der die Diffusion von Zelle zu Zelle vermittelt und zugleich immer wieder das Material zur Bildung neuer Stärkekörner liefert; der Zucker ist das in Diffusion befindliche, bewegliche, die Stärkekörner das vorübergehend ruhende Product.

Die Vertheilung von Stärke und Zucker zeigt ferner, dass sie vom Hauptstamme aus durch die Spindel der Inflorescenz und die Blüthenstiele in den parenchymatischen Geweben sich fortbewegend, in die jungen Gewebe der Blühentheile, der wachsenden Frucht und der Samenknospen eindringen, um dort zur Bildung von Zellstoff verbraucht zu werden; zumal in der nächsten Nähe derjenigen Zellschichten, die später das harte Endocarp und die feste Samenschale bilden, sammelt sich die zugeleitete Stärke in reichlicherer Menge für den hier ausgiebigeren Verbrauch, um nach völliger Ausbildung dieser Gewebeschichten auch hier zu verschwinden.

Durch den Samenträger wird Stärke und Zucker den Samenknospen zugeführt; sie verbreiten sich in den Integumenten und im Umfang des Knospenkerns; in das heranwachsende Endosperm tritt reichlicher Zucker ein, der das Material zur Bildung des fetten Oels liefert, welches nach und nach, während immer neue Zuckermengen von aussen eintreten, sich anhäuft. Im heranwachsenden Embryo erfüllen sich die Zellen zu einer gewissen Zeit mit feinkörniger Stärke, die dann völlig verschwindet und durch fettes Oel ersetzt wird. Alles weist darauf hin, dass das Fett des reifen Ricinussamens aus der Stärke und dem Zucker entsteht, die ihm während der Reifezeit aus den Assimilationsorganen zugeführt wurden, aber auch das harte holzige Pericarp und die Samenschale haben ihr Bildungsmaterial in jenen Stoffen gefunden. Die in den jungen Blättern sich ansammelnden Eiweissstoffe, aus denen die Chlorophyllkörner sich bilden, sowie diejenigen Quantitäten dieser Substanzen, welche im Samen sich als Reservenahrung anhäufen, werden in den Siebröhren und Cambiformzellen der Fibrovasalstränge aus dem Stamme herbeigeleitet.

3) Bei der Wanderung der Reserve-Proteïnstoffe spielt bei den Leguminosen das Asparagin eine ausgesprochene Rolle[1]. Zum Nachweis wirft man mässig dünne Schnitte in Alkohol und befördert das Eindringen durch Schwenken. Dies ist indess nur anwendbar, wo Asparagin reichlich; wo spärlich, kann man es nachweisen, indem man zu den unter Objektträger liegenden Schnitten seitlich absoluten Alkohol zutreten lässt. In diesem Falle schiesst Asparagin um die Schnitte an, im ersten Falle schlägt es sich in den Zellen in Krystallen nieder. Diese sind gut zu erkennen, auch relativ gross und gar nicht zu verwechseln mit anderen Krystallen, welche bei allen Pflanzen, auch wo kein Asparagin vorkommt, beim Behandeln mit Alkohol, namentlich unter Deckglas entstehen, immer sehr klein bleiben und ein ganz anderes Aussehen haben. Diese Krystallchen gehören entschieden verschiedenen Salzen an, unter denen wohl auch salpetersaure sein mögen.

Ein ausgezeichnetes Untersuchungsobjekt ist Lupinus luteus, der den sehr grossen Vortheil bot, dass hier eine analytische Arbeit von Beyer[2]) vorlag, in welcher für zwei Keimungsstadien (das letzte kurz vor Abstreifen der Samenlappen) die organischen Bestandtheile, und speciell das Asparagin, jedesmal für Wurzel, hypocotyles Glied und Cotyledonen bestimmt sind.

Die stickstofffreien Reservestoffe betreffend ist deren Wanderung die bekannte. Zunächst Auftreten von Stärke in hypocotylem Glied und Wurzel, dann Verschwinden dieser, die fast nur in Stärkescheide bleibt, und ausserdem Wanderung als Zucker. Zuerst tritt nun auch Asparagin in hypocotylem Glied und Wurzel, wenn diese etwa 10 Mm. lang sind, auf. Dann vermehrt sich aber, während sich diese strecken, dessen Menge rasch, und nun findet man auch in dem Stiel der Cotyledonen Asparagin, und noch ehe die ergrünenden Samenlappen ihre Samenschalen abstreifen, auch in den Samenlappen, namentlich dem unteren Theil. Hier bleiben die Verhältnisse die gleichen während der ganzen Entleerung der Reserve-Proteïnstoffe. In dem Stiel der Cotyledonen ist nun das Asparagin massenhaft, wohl nahezu eine gesättigte Lösung (1 Th. löst sich in 58 Th. HO bei 13° C.) zu finden, ebenso im hypocotylen Glied und, wenn das Stämmchen zu wachsen beginnt, auch in diesem. Das Asparagin erstreckt sich gegen die Vegetationspuncte von Wurzel und Stämmchen etwa genau so weit wie Zucker, wie dieser zuletzt spärlicher werdend. Im hypocotylen Gliede fehlt es dem Mark, indem es im Stämmchen ebenso reichlich als im Rindengewebe ist, den Gefässbündelelementen fehlt es überall. Auch erstreckt sich das Asparagin in die Blattstiele jugendlicher Blätter bis an die Basis der sich entfaltenden Fiederblättchen, ebenso in die Seitenwurzeln. So lange Asparagin aus Proteïnstoffen in den Samenlappen sich bildet, so lange ist es auch in der Pflanze in der angegebenen Vertheilung nachzuweisen. Wenn aber

1) Das Folgende nach einer brieflichen Mittheilung von Dr. Pfeffer: vergl. § 8 im ersten Buch und Jahrb. für wiss. Bot. VIII. p. 429 ff.

2) Landwirthsch. Versuchsstation. Bd. IX.

die Entleerung der Samenlappen vollendet, verschwindet auch das Asparagin, dies geschieht aber erst, wenn Lupinus luteus mehrere Laubblätter vollständig entfaltet hat.

Ganz analog verhält sich Tetragonolobus purpureus und Medicago tuberculata; bei Vicia sativa und Pisum sativum kann man das Asparagin nicht in den Cotyledonen selbst sicher nachweisen, wenigstens nur an deren Basis, meist aber im Stiele der Samenlappen u. s. w., obgleich diese Pflanzen entschieden weniger Asparagin bilden als Lupin. luteus. Da ausserdem chemische Analysen für eine ganze Anzahl anderer Leguminosen die massenhafte Bildung des Asparagins beim Keimen constatirten, so kann man also wohl die Bedeutung des Asparagins als Translationsform für Proteïnstoffe als allen Papilionaceen zukommend ansehen. Es finden sich übrigens auch hier in den dünnwandigen gestreckten Zellen der Gefässbündel Proteïnstoffe, und es ist wohl möglich, dass auch auf diese Weise gleichzeitig Proteïnstoffe wandern. Dass Asparagin aus Proteïnstoffen entstehen muss, ist ja selbstverständlich, weil der absolute Stickstoffgehalt beim Keimen gleich bleibt und die Proteïnstoffe allen oder so gut wie allen Stickstoff im Samen in Anspruch nehmen.

Folgende Zahlen zeigen die proc. Zusammensetzung des Asparagins und die des Legumins auf 21,2 N, den Procentinhalt im Asparagin berechnet:

| Legumin. | Asparagin. | Differenz. |
|---|---|---|
| C = 64,9 | C = 36,4 | + 28,5 |
| H = 8,8 | H = 6,1 | + 2,7 |
| N = 21,2 | N = 21,2 | 0,0 |
| O = 30,6 | O = 36,4 | — 5,8 |

Das Asparagin ist also ärmer an Kohlenstoff und Wasserstoff und reicher an Sauerstoff, als das Legumin und andere Proteïnstoffe. Demnach muss, wenn bei Bildung von Asparagin aus Legumin sämmtlicher Stickstoff des letzteren verwandt wird, eine erhebliche Menge von Kohlenstoff und Stickstoff abgegeben, ein Quantum Sauerstoff aber aufgenommen werden. Grade umgekehrt verhält es sich bei der Rückbildung des Asparagins in Eiweisskörper. — In einer neueren Arbeit (Monatsber. d. Berliner Akad. 1873 Dec.) zeigt nun Pfeffer, dass diese Regeneration des bei der Keimung entstandenen Asparagins zu Eiweisskörpern nur insofern vom Licht abhängt, als durch dieses in den chlorophyllhaltigen Zellen Kohlensäure zersetzt wird; auch im Licht bleibt das Asparagin in der Pflanze, wenn keine Kohlensäure dargeboten wird.

Bei Tropaeolum majus tritt das Asparagin nur in den ersten Keimungsstadien auf, um später zu verschwinden, gleichviel ob die Keimung im Dunkeln oder im Licht verläuft. Das Asparagin wird hier in Eiweisskörper zurückverwandelt, bevor ein Mangel an stickstofffreien Reservestoffen eintritt; deshalb ist die Regeneration auch ohne Assimilation im Licht möglich. — Die Entstehung des Asparagins erfolgt bei Keimung im Licht wie im Finstern, nur die Regeneration zu Eiweisstoffen ist in der angegebenen Weise vom Licht, d. h. von der Assimilation bei den Papilionaceen abhängig.

Uebrigens ist Asparagin in Blättern, Stengeln u. s. w. mancher Pflanzen nachgewiesen (vergl. Husemann, Pflanzenstoffe), das Vorkommen in den unterirdisch perennirenden Theilen von Stigmaphyllon jatrophaefolium macht fast den Eindruck, als ob es hier auch Reservestoff sei. Seine physiologische Bedeutung ist indess nur bei den Leguminosen eine klar in die Augen springende.

Die Aufnahme assimilirter Stoffe in die Pflanze von aussen her findet bei Keimpflanzen, deren Reservestoffe im Endosperm enthalten sind, bei Parasiten [1]) und den chlorophyllfreien Humusbewohnern statt. — Die Keimpflanzen, in dieser

1) Chlorophyllreiche Parasiten, wie die Loranthaceen, können selbst assimiliren und brauchen daher ihrer Nährpflanze nur Wasser und Mineralstoffe zu entziehen. Vergl. Pitra in Bot. Zeitung 1861. p. 63. — Die anscheinend chlorophyllfreien Parasiten (Orobanche) und Humusbewohner (Neottia) enthalten nach Wiesner (Bot. Zeitg. 1871, No. 37) Spuren von Chlorophyll, die aber für die Assimilation wohl kaum in Betracht kommen.

Beziehung am Besten bekannt, zeigen, wie die Reservestoffe des Endosperms in die aufnehmenden Organe (hier fast immer Blattgebilde) übergehen können, ohne dass eine wirkliche Verwachsung des Saugorgans mit dem Endosperm vorhanden ist; sie liegen einander nur dicht an und können leicht[1], ohne irgend eine Verletzung von einander abgehoben werden (z. B. bei Ricinus Fig. 471). Es ist unzweifelhaft, dass die Stoffmetamorphosen im ernährenden Endosperm durch das aufsaugende Organ, durch den Keim selbst hervorgerufen werden: das Verhalten des Endosperms der keimenden Dattel, welches von dem zarten Gewebe des zum Cotyledonarblatt gehörenden Saugorgans aufgesogen wird, zeigt deutlich, dass die harten Verdickungsschichten der Endospermzellhäute unter dem Einflusse dieses Organs erst aufgelöst (in Zucker verwandelt) und dann aufgesogen werden: offenbar geht aus dem Saugorgane ein Stoff in das Endosperm hinüber, der diese Metamorphose des Zellstoffs bewirkt. Gleichzeitig werden auch Fett und Eiweissstoffe des Endosperms in den Keim aufgenommen, wo alle leitenden Parenchymtheile mit Zucker und transitorischer Stärke erfüllt sind, so lange das Endosperm noch nicht ganz ausgesogen ist. — Ebenso gehen vielleicht auch bei den Gräsern Stoffe aus dem Keim in das Endosperm über, die dort die Lösung und chemische Metamorphose der Stärke und Eiweissstoffe erst bewirken, bevor diese von dem Scutellum, welches nicht in die Höhlung des Endosperms vordringt, aufgesogen werden. Es ist jedoch auch denkbar, dass hier im Endosperm selbst Bedingungen vorhanden sind, welche die Lösung der Stärke und des Klebers unabhängig von einer chemischen Einwirkung des Keims, bei Zutritt von Wasser vermitteln.

Die Saugwurzeln der Parasiten dringen in das Gewebe der Nährpflanzen ein und verwachsen mit dieser oft auf das innigste; dass auch hier die Anregung zum Uebertritt der Assimilationsproducte der Nährpflanze in den Parasiten von diesen selbst ausgeht, ist gewiss nicht zweifelhaft; der Parasit wirkt auf die leitenden Gewebemassen der Nährpflanze wie eine wachsende Knospe der letzteren selbst; weil er die Stoffe verbraucht und ändert, dringen sie in ihn ein.

Die von dem Saugorgan der Keimpflanzen ausgehende lösende und chemisch verändernde Wirkung auf die Endospermstoffe giebt uns einen Fingerzeig für das Verständniss der Nahrungsaufnahme der chlorophyllfreien Humusbewohner: ihre aufsaugenden Organe bewirken wahrscheinlich erst die Lösung und chemische Umänderung der organischen, verwesenden Bestandtheile des Humus. Ebensowenig, wie man mit Wasser den Zellstoff des Endosperms der Dattel, oder die Stärke des Endosperms der Gräser, oder das Fett des Ricinussamens extrahiren kann, ebensowenig giebt das verwesende Laub, in welchem Monotropa, Epipogum[2]) und Corallorrhiza wachsen, seine noch vorhandenen nutzbaren Stoffe an Wasser ab; aber diese Pflanzen ernähren sich dennoch von diesen Stoffen. Auffallend und merkwürdig ist dabei der Umstand, dass die Wurzeln der chlorophyllfreien Humuspflanzen eine so geringe Zahl und Länge erreichen, wie bei Neottia, oder ganz fehlen, wie bei den zwei letztgenannten; diese Pflanzen wachsen bis zum Aufblühen in dem ernährenden Substrat verborgen und mögen mit ihrer ganzen Oberfläche auf die Umgebung wirken; auch sei hier darauf hingewiesen, dass bei den Keimpflanzen die aufsaugende Fläche eine in Anbetracht der grossen

---

1) Ausführlicheres in meinen Keimungsgeschichten, botan. Zeitung 1862 p. 145, 241; ferner ebenda 1863, p. 57.

2) Vergl. Reinke in Flora 1873 No. 10—14.

Leistung sehr geringe ist, und so ist es auch bei den Saugwurzeln der Cuscuta, Orobanche u. a.

§ 6. **Die Athmung der Pflanzen**[1] besteht, wie bei den Thieren, in der beständigen Aufnahme von atmosphärischem Sauerstoff in die Gewebe, wo derselbe Oxydationen und in deren Folge noch andere chemische Veränderungen der assimilirten Stoffe bewirkt; Bildung und Aushauchung von Kohlensäure, deren Kohlenstoff aus der Zersetzung organischer Verbindungen herrührt, wird dabei jederzeit beobachtet, die Erzeugung von Wasser auf Kosten der organischen Substanz in Folge des Athmungsprocesses wird aus der Vergleichung der Elementaranalysen ungekeimter und keimender Samen gefolgert. — Vegetationsversuche zeigen, dass das Wachsthum und der damit nothwendig verbundene Stoffwechsel in den Geweben nur so lange stattfindet, als Sauerstoffgas von aussen her in die Pflanze eindringen kann; in einer sauerstofffreien Atmosphäre findet kein Wachsthum statt, und wenn die Pflanze längere Zeit in einem solchen Raume verweilt, so stirbt sie endlich ab. Je energischer das Wachsthum und die chemischen Veränderungen in den Geweben sind, desto mehr Sauerstoff wird aufgenommen, desto mehr Kohlensäure ausgehaucht; daher sind es vorzugsweise die rasch keimenden Samen, die sich entfaltenden Blatt- und Blüthenknospen, an denen eine energische Athmung beobachtet wird; sie verbrauchen in kurzer Zeit das Mehrfache ihres Volumens an Sauerstoff zur Kohlensäurebildung: aber auch alle anderen Organe, alle einzelnen Zellen athmen beständig in dieser Weise, und nicht blos die mit dem Wachsthum zusammenhängenden chemischen Veränderungen sind von der Gegenwart freien Sauerstoffs in den Geweben abhängig, sondern auch die Bewegungen des Protoplasma hören in einer dieses Gases beraubten Umgebung auf und die Fähigkeit der periodisch beweglichen und der reizbaren Organe, sich zu bewegen, verschwindet, wenn ihnen das Sauerstoffgas entzogen wird; geschieht dies nur für kürzere Zeit, so kehrt die Beweglichkeit nach abermaligem Zutritt des Sauerstoffs zurück.

Die Athmung der Pflanzen ist wie die der Thiere mit einem Verlust an assimilirter Substanz verbunden, der bei assimilirenden Pflanzen allerdings viel geringer ist, als der Gewinn an solcher durch die Thätigkeit der chlorophyllhaltigen Zellen am Licht: wenn aber, wie bei der Keimung der Samen, ein energisches Wachsthum mit ausgiebiger Athmung verbunden ist, ohne dass gleichzeitig neue Assimilationsproducte den Verlust ersetzen, so kann der letztere sehr bemerklich werden, die wachsende Pflanze wird leichter; im Finstern keimende Samen können auf diese Weise fast die Hälfte ihres Trockengewichts verlieren, und es scheint, dass dieser Verlust ausschliesslich durch Zersetzung der stickstofffreien Reservestoffe, durch Verbrennung derselben zu Kohlensäure und Wasser bewirkt wird. Besteht übrigens die stickstofffreie Reservenahrung aus fettem Oel, also aus sehr sauerstoffarmer Substanz, so verbleibt ein Theil des eingeathmeten Sauerstoffs in der keimenden Pflanze, indem sich auf Kosten des Fettes die sauerstoffreicheren Kohlehydrate, Stärke und Zucker bilden.

---

1) Die speciellen Nachweisungen für alles hier Gesagte siehe in meinem Handbuche der Experimentalphysiologie IX: Die Wirkungen des atmosphärischen Sauerstoffs. — Von neueren Arbeiten sei hervorgehoben: Borščow: über das Verh. der Pfl. im Stickoxydulgase (Mélanges biologiques tires du bullet. de l'Acad. imp. des sc. nat. de St. Petersbourg. T. VI. 1867), ferner Wiesner: Wiener Akademie, Sitzungsber. Bd. 68, 1871 f. — Bert: Comptes rendus 16. Juni 1873.

Der mit der Athmung verbundene Verlust an assimilirter Substanz müsste zwecklos erscheinen, wenn es überhaupt nur auf eine Anhäufung der Assimilationsproducte ankäme; allein diese selbst werden ja nur für die Zwecke des Wachsthums und aller Lebensveränderungen erzeugt; das ganze Leben der Pflanze besteht in complicirten Bewegungen der Moleküle und Atome, und die zu diesen Bewegungen nöthigen Kräfte werden durch die Athmung frei gemacht: indem der Sauerstoff einen Theil der assimilirten Substanz zersetzt, werden weiter gehende chemische Veränderungen in dem übrigen Theile eingeleitet, die ihrerseits zu Diffusionsströmungen Anlass geben; diese bewirken das Zusammentreffen solcher Stoffe, die wieder chemisch auf einander einwirken u. s. w. Ganz augenfällig macht sich die Abhängigkeit der Bewegungen von der Athmung an dem Protoplasma und den beweglichen Blättern geltend, die, wie erwähnt, ihre Beweglichkeit verlieren, wenn ihnen der Sauerstoff entzogen ist. Diese Erwägungen führen zu dem Schluss, dass die Athmung für die Pflanze wesentlich dieselbe Bedeutung hat, wie für das Thier, durch sie wird beständig das chemische Gleichgewicht der Stoffe gestört und die innere Bewegung erhalten, die das Wesen des Lebens ausmacht; die Athmung ist zwar eine Quelle des Verlustes an Substanz, aber sie ist dafür auch die beständige Quelle, aus welcher die zu der inneren Bewegung nöthigen Kräfte fliessen.

Die Verbindung des eingeathmeten Sauerstoffs mit einem Theil des Kohlenstoffs der assimilirten Substanz zu Kohlensäure ist wie jede Verbrennung mit Erzeugung eines entsprechenden Wärmequantums verbunden, was aber nur selten zu einer wahrnehmbaren Temperaturerhöhung der Gewebemassen führt, weil die Athmung und somit die Wärmebildung im Allgemeinen nicht sehr ausgiebig, die Abkühlung (der Wärmeverlust) bei der Pflanze aber sehr begünstigt ist. Auch in dieser Beziehung lassen sich die Pflanzen mit den kaltblütigen Thieren vergleichen. — Wenn in den Zellen durch den Athmungsprocess ein Wärmequantum frei wird, so vertheilt es sich zunächst auf die grosse Wassermasse, welche die Zelle und das benachbarte Gewebe durchtränkt; ist es eine Wasserpflanze, so wird jeder kleinste Temperaturüberschuss sofort von dem umgebenden Wasser ausgeglichen; ist es eine Landpflanze, so wirkt die Verdunstung an den oberirdischen Theilen stark abkühlend, ganz ungerechnet die Wirkung der Wärmeausstrahlung, die durch die grosse Flächenentwickelung der meisten Pflanzen, durch die Behaarung besonders begünstigt wird; bei diesen Ursachen starken Wärmeverlustes kann es nicht auffallen, dass die in der Luft ausgebreiteten Pflanzentheile sogar kälter sind als diese, obgleich ihre Athmung beständig kleine Wärmemengen erzeugt. Werden die Ursachen des Wärmeverlustes beseitigt, so gelingt es aber, die mit der Athmung verbundene Temperaturerhöhung mit dem Thermometer zu beobachten; es geschieht dies schon durch Zusammenhäufung rasch wachsender und athmender Keimpflanzen, wie die bedeutende Erwärmung der Gerstenkeime bei der Malzbereitung zeigt, die auch für andere keimende Samen, Knollen und Zwiebeln nachgewiesen wurde; schwieriger ist dieser Nachweis bei den mit grünen Blättern versehenen Pflanzen.

Bei manchen Blüthen und Inflorescenzen ist die Bildung von Kohlensäure unter Einathmung von Sauerstoff sehr energisch, zugleich durch geringere Flächenbildung der Organe und schützende Hüllen die Ausstrahlung der erzeugten Wärme vermindert, und in solchen Fällen werden dann sehr namhafte Temperatur-

erhöhungen der Gewebemassen beobachtet; so vor Allem am Spadix der Aroideen zur Zeit der Befruchtung, der (zumal bei warmer Luft) einen Temperaturüberschuss von 4—5 °C., oft selbst von 10 °C. und mehr erkennen lässt; auch an den Einzelblüthen von Cucurbita, Bignonia radicans, Victoria regia u. a. sind minder beträchtliche Selbsterwärmungen beobachtet worden.

In den wenigen Fällen, wo bis jetzt Lichtentwickelung (Phosphorescenz) an lebenden Pflanzen beobachtet wurde, hängt auch diese Erscheinung von der Sauerstoffathmung ab: für Agaricus olearius (in der Provence) wurde dies von Fabre bestimmt nachgewiesen: dieser Pilz leuchtet nur, so lange er lebt, und hört sofort zu leuchten auf, wenn ihm der Sauerstoff entzogen wird: die Athmung ist auch hier eine sehr ausgiebige. Ausser dem genannten Pilz sind noch Agaricus igneus (Amboina), A. noctilucens (Manilla), A. Gardneri (Brasilien) und die Rhizomorphen als selbstleuchtend bekannt: die Angaben über das Leuchten verschiedener Blüthen sind von höchst zweifelhaftem Werth[1].

Zur Beobachtung der Kohlensäurebildung und Selbsterwärmung keimender Samen und sich entwickelnder Blüthenknospen kann der in meinem Handbuch der Exp.-Phys. p. 274 dargestellte Apparat in geeigneten Modificationen leicht verwendet werden. — Zur Demonstration vor einem Auditorium eignet sich auch folgendes Verfahren: man füllt das untere Drittel eines Glascylinders von 2 Liter Capacität mit eingequellten Erbsen oder anderen Samen, oder mit in Entfaltung begriffenen Blüthen (z. B. kleineren Blüthenköpfen von Compositen, wie Matricaria, Pyrethrum) und schliesst mit dem gut eingeschliffenen Glasstopfen. Oeffnet man nach mehreren Stunden vorsichtig und senkt man ein Stück brennender Kerze in den Luftraum des Cylinders, so erlischt sie sofort, als ob man das Glas mit Kohlensäure gefüllt hätte.

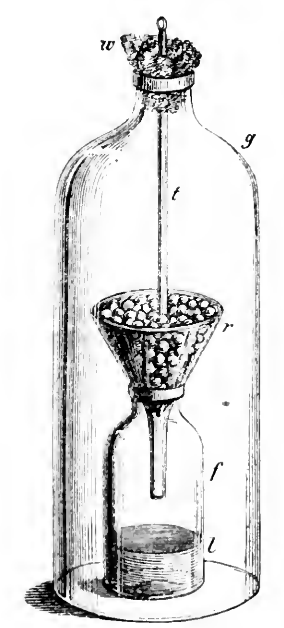


Fig. 172. Apparat zur Beobachtung der Selbsterwärmung keimender Samen und der Blüthen.

Um die Wärmeentwickelung auch bei kleinen Samenquantitäten und selbst an einzelnen grösseren Blüthen zu beobachten, verwende ich den in Fig. 472 dargestellten Apparat in verschiedenen Modificationen. Die Flasche *f* enthält eine starke Kali- oder Natronlösung *l*, welche die von den Pflanzen entbundene Kohlensäure absorbirt. In der Oeffnung der Flasche steckt ein Trichter *r*, über dessen Rohr ein kleines mit der Nadel durchlöchertes Filter liegt. Der Trichter wird mit eingequellten Samen oder mit in Entfaltung begriffenen, abgeschnittenen Blüthenknospen gefüllt und nun eine Glasglocke *g* übergestülpt, durch deren Tubulus ein in Zehntelgrade getheiltes Thermometer *t* so eingelassen wird, dass die Kugel allseitig von den Pflanzen umgeben ist. Ein lockerer Baumwollenbausch *w* schliesst den Tubulus. Zur Vergleichung der Temperatur wird ein gleicher Apparat dicht daneben gestellt, wo aber die Samen oder Blüthen je nach Umständen durch feuchte Papierstücke, durch grüne Blätter oder durch nichts ersetzt sind. Es ist zweckmässig, beide Apparate unter einen grossen Glaskäfig zu stellen, um die langsamen Temperaturschwankungen der Zimmerluft noch mehr abzuschwächen. — Durch die unvollständigen Verschlüsse wird der Zutritt frischer, sauerstoffhaltiger Luft zu den Pflanzen nicht beeinträchtigt, die Athmung

---

1) Vergl. meine Exper.-Physiologie 1865 p. 304, und ferner über das Leuchten der Rhizomorphen. Schmitz: Linnaea 1843, p. 523, auch Bischoff: Flora 1824. II. 426.

also dauernd unterhalten, dagegen genügt die Zusammenstellung, um den Wärmeverlust durch Strahlung und Verdunstung auf ein Minimum zu reduciren. Die Thermometer der beiden Apparate, vorher verglichen, werden oft abgelesen, um die Temperaturschwankungen kennen zu lernen. Sind die Kugeln hinreichend klein, so kann man die Wärmebildung auch an einzelnen Blüthen im Trichter beobachten. Um die Verdunstung und die Wärmestrahlung noch mehr zu mässigen, ist es zweckmässig, vor dem Ueberstülpen der Glocke *g* den Trichter mit einem durchbohrten Glasdeckel zu bedecken, durch dessen Oeffnung man dann das Thermometer einschiebt.

Mit dieser Einrichtung gelingt es (bei günstiger Vegetationstemperatur), bei 100—200 Erbsen eine Selbsterwärmung von 1,5⁰ C. zu beobachten, während die Wurzeln derselben sich entwickeln; die Antheren einer Kürbisbluthe erwärmten ein ziemlich grosses Thermometer, dessen Kugel sie nur an einer Seite berührte, um 0,8⁰ C.; ein einzelner Blüthenkopf von Onopordon Acanthium ergab eine Selbsterwärmung bis zu 0,72⁰ C.; die Staubfäden einer einzelnen Blüthe von Nymphaea stellata erhöhten die Scala des Thermometer bis um 0,6⁰ C. Zahlreiche Blüthenknospen von Anthemis chrysoleuca um die Thermometerkugel gehäuft, erwärmten sich bei der Entfaltung um 1,6⁰ C.

Es versteht sich von selbst, dass man die Blüthen nicht etwa aus dem Garten genommen sofort zu Beobachtungen verwendet, sondern erst dann, wenn ihre Temperatur mit der des Zimmers sich nach mehreren Stunden ausgeglichen hat. Ausführlicheres werde ich anderwärts mittheilen). — Mac Nab fand, dass ein grosses Exemplar von Lycoperdon giganteum sich selbst erwärmend einen Temperaturüberschuss von 1,2⁰ F. oder C.?) über die Temp. der umgebenden Luft gewann (bot. Zeitg. 1873, p. 560).

---

## Drittes Kapitel.

# Allgemeine Lebensbedingungen der Pflanzen.

§ 7. **Die Abhängigkeit der Vegetation von den Wärmezuständen**[1]) kann in wissenschaftlicher Weise nur dann erkannt werden, wenn man die Einwirkungen bestimmter und verschiedener Temperaturgrade auf die einzelnen Lebenserscheinungen der Pflanzen, auf die einzelnen Vorgänge der Assimilation und des Stoffwechsels, der Diffusionen, des Wachsthums, der Aenderungen des Turgors und der Gewebespannung, der Protoplasmabewegungen und der Krümmungen reizbarer und periodisch beweglicher Organe u. s. w. untersucht.

Die Feststellung der darauf bezüglichen Thatsachen hängt aber davon ab, dass man in jedem gegebenen Falle die Temperatur der Pflanze, oder besser des fraglichen Pflanzentheils, in welchem der zu untersuchende Process verläuft, wirklich kennt, was häufig mit grossen Schwierigkeiten verbunden, zuweilen kaum möglich ist. — Abgesehen von den meist unerheblichen Temperaturveränderungen, welche durch die Athmung im Innern der Pflanze veranlasst werden, hängt nämlich die Temperatur jeder Zelle von ihrer Lage in der Gewebemasse und den Temperaturschwankungen der Umgebung ab; zwischen dieser und der Pflanze selbst findet ein beständiger Wärmeaustausch durch Leitung und Strahlung statt, welcher ganz wesentlich die Temperatur eines Pflanzentheils zu einer gegebenen Zeit bedingt.

---

1) Speciellere Nachweisungen vergleiche in meinem Handbuche der Experimental-Physiologie p. 48 ff.

Bezüglich der Wärmeleitung ist nun zunächst hervorzuheben, dass alle Pflanzentheile schlechte Leiter sind, die Temperaturdifferenzen zwischen ihnen und der sie berührenden Luft, Erde oder dem Wasser gleichen sich auf diese Weise nur langsam aus; ferner ist die Leitungsfähigkeit nach verschiedenen Richtungen wahrscheinlich immer verschieden, sie verhält sich z. B. in der Längs- und Querrichtung des trockenen Holzes wie 1,25 : 1 bei Acacie, Buxbaum, Cypresse, wie 1, 8 : 1 bei Linde, Erle, Kiefer.

Die Wärmestrahlung ist dafür bei den meisten Pflanzentheilen eine sehr ausgiebige und rasch wirkende Ursache der Temperaturänderungen, die vorzugsweise dahin gerichtet sind, Unterschiede im Wärmezustand der Pflanze und ihrer Umgebung hervorzurufen, besonders dann, wenn die Pflanzentheile bei geringer Masse eine grosse und haarige Oberfläche besitzen, wie viele Blätter und Internodien. Es ist hierbei zu beachten, dass das Emissionsvermögen eines Körpers seinem Absorptionsvermögen für Wärmestrahlen gleich ist, dass die Strahlung nicht blos von der Temperatur, sondern auch der Diathermanität des umgebenden Mediums abhängt.

Bei den oberirdischen, in Luft befindlichen Pflanzentheilen kommt zu diesen Ursachen noch die Verdunstung des Vegetationswassers als energisch wirkende Ursache der Abkühlung hinzu, insofern das verdunstete Wasser die dazu nöthige Wärmemenge der Pflanze selbst entzieht und sie somit kälter macht.

Diese Verhältnisse, deren speciellere Darstellung uns hier zu weit führen würde, müssen bei Untersuchungen über den Einfluss der Temperatur auf einzelne Vegetationsprocesse immer in erster Linie berücksichtigt werden. Im Allgemeinen darf man annehmen, dass unter ihrem gemeinsamen Einfluss die kleinen Wasserpflanzen und unterirdischen Pflanzentheile gewöhnlich ungefähr dieselbe Temperatur haben, wie das sie umgebende Medium, wenn die Temperatur in diesem selbst nicht zu sehr schwankt; dass dagegen Blätter und dünne Stengeltheile in freier Luft meist kälter sind als diese, während massive Stämme von Holzpflanzen vermöge ihrer langsamen Wärmeleitung bald wärmer, bald kälter als diese sein können. Wie bedeutend sich flächenreiche Pflanzentheile durch Wärmestrahlung unter die Temperatur der Luft abkühlen können, zeigt die Thatsache, dass in hellen Nächten ein in den Rasen einer der Ausstrahlung ausgesetzten Wiese gehängtes Thermometer mehrere Grade weniger zeigt, als in der darüber befindlichen Luft; hat die letztere nur wenige Grade über 0°, so kann auf diese Weise die Belaubung einer Pflanze unter 0° sinken und der Gefahr des Erfrierens ausgesetzt werden. Die Thaubildung in Sommernächten und der Reif, der sich zumal im Spätherbst in so grosser Menge auf Pflanzen absetzt, zeigen die Wirkung der Abkühlung durch Ausstrahlung auffallend genug. — Sehr verwickelt wird aber das Verhältniss der Temperatur der Pflanze zu der der Umgebung, wenn es sich um massive Gebilde, wie dickere Baumstämme, handelt, weil hier die Längsleitung im Holz, die davon verschiedene Querleitung und andere Verhältnisse mit der Wirkung der Ausstrahlung und Strahlenabsorption durch die Rinde zusammenwirken; im Allgemeinen ist, wie aus den schönen Untersuchungen von Krutzsch hervorgeht, der Baumstamm während des Tages kälter, Abends und in der Nacht aber wärmer als die umgebende Luft.

Ueber die Volumenänderungen der Gewebemassen und einzelner Zellentheile bei schwankender Temperatur ist nur bezüglich des trockenen Holzes Einiges

sicher bekannt. Die von Caspary als Wärme-Ausdehnungscoëfficienten des Holzes bezeichneten Zahlen beruhen auf unzuverlässigen Beobachtungen und völligem Missverstehen der Vorgänge in den beobachteten Objecten[1]; wenn bei Temperaturen tief unter 0° Krümmungen an Blattstielen und Baumästen eintreten, so ist das natürlich nicht allein (wenn überhaupt) Folge verschiedener Wärmeausdehnungscoëfficienten verschiedener Gewebeschichten, sondern zunächst und vorwiegend Folge des Umstandes, dass das Vegetationswasser gefriert, die Zellhäute wasserärmer werden und demnach sich zusammenziehen, je nach ihrem Imbibitions- und Verholzungszustand mehr oder weniger; die Erscheinung beruht also zunächst auf der Aenderung der Qellungzustände und des Turgors bei verschiedener Temperatur (vergl. den Schluss dieses Paragraphen). Die Ausdehnungscoëfficienten **trockener** Hölzer hat Villari (Poggend. Ann. 1868, Bd. 133, p. 412) sorgfältig gemessen; gleich der Ausdehnung durch Imbibition, ist auch die durch Erwärmung in der Richtung der Fasern viel geringer als in radialer Richtung (quer zu den Fasern), nur mit dem Unterschied, dass die Quellungscoëfficienten nach Hunderteln (in radialer) und Tausendteln (in longitudinaler Richtung) der Längeneinheit rechnen, die Wärmeausdehnungscoëfficienten dagegen nach Hunderttaussendteln und Millionteln, so dass die Dimensionsänderungen trockenen Holzes in der Längs- und Querrichtung durch Temperaturschwankungen ungefähr tausendmal kleiner sind als die des trockenen Holzes, wenn es durch Wasseraufnahme quillt. So ist z. B. nach Villari bei Temperaturen zwischen 2°—34°

| | Wärmeausdehnungscoëfficient für 1° | | Verhältniss |
|---|---|---|---|
| bei: | in radialer Richtung | in der Längsrichtung | |
| Buxus | 0,0000614 | 0,00000257 | 25 : 1 |
| Tanne | 0,0000584 | 0,00000371 | 16 : 1 |
| Eiche | 0,0000544 | 0,00000492 | 12 : 1 |
| Pappel | 0,0000365 | 0,00000385 | 9 : 1 |
| Ahorn | 0,0000484 | 0,00000638 | 8 : 1 |
| Fichte | 0,0000341 | 0,00000414 | 6 . 1 |

Da diese Zahlen nur für trockene Hölzer gelten, das Holz aber als Bestandtheil der lebenden Pflanze nur im durchtränkten Zustand in Betracht kommt, so finden sie zwar keine unmittelbare Anwendung bei Erklärung der durch Temperaturänderungen hervorgerufenen physiologischen Erscheinungen, sind aber insofern von grossem Interesse, als sie uns einen Einblick in die Molecularstructur des Holzes, zumal in seine Elasticität nach verschiedenen Richtungen hin gestatten.

Mehr ist über den Einfluss verschiedener Temperaturgrade auf die Lebenserscheinungen der Pflanzen bekannt; es ist in dieser Beziehung zunächst die wichtige Thatsache hervorzuheben, dass jede Function in bestimmte Temperaturgrenzen eingeschlossen ist, innerhalb deren sie allein stattfindet; d. h. **jede Function tritt erst dann ein, wenn die Temperatur der Pflanze oder des betreffenden Pflanzentheils einen bestimmten Grad über dem Gefrierpunct der Säfte erreicht, und sie hört auf, wenn eine bestimmte höchste Temperatur eintritt, die, wie es scheint, nie-**

---

1) The international horticultural Exhibition and botanical congress held in London 1866, p. 116.

mals dauernd über 50°C. betragen darf[1]), so dass das Pflanzenleben, d. h. der Verlauf der Vegetationsprocesse zwischen die Grenzwerthe 0° und 50°C. im Allgemeinen eingeschlossen zu sein scheint: dabei ist aber zu beachten, dass gleichnamige Functionen bei verschiedenen Pflanzen sehr verschiedene Grenzwerthe zwischen 0° und 50°C. haben können, und dass dasselbe für verschiedene Functionen derselben Pflanze gilt. Einige Beispiele mögen dies erläutern.

Da die Zellsäfte als wässerige, oft recht concentrirte Lösungen bei 0° noch nicht zu gefrieren brauchen, so ist es immerhin denkbar, dass einzelne Wachsthumsvorgänge bei dieser Temperatur der Umgebung stattfinden können, obwohl die Thatsachen selbst noch nicht hinreichend festgestellt sind. Dr. Uloth (Flora 1871 Nr. 12) beobachtete die merkwürdige Thatsache, dass Samen von Acer platanoides und Triticum zwischen die Eisstücke eines Eiskellers gefallen, daselbst gekeimt und ihre Wurzeln zahlreich und mehrere Zoll tief in spaltenfreie Eisstücke hineingetrieben hatten. Aus dieser Wahrnehmuug folgert Uloth, dass die genannten Samen schon bei 0° oder selbst unter 0° keimen, und dass das Eindringen der Wurzeln in Eis durch die Wärmeentwickelung im Samen und durch den Druck der wachsenden Wurzeln vermittelt werde. Indessen liesse sich die Thatsache auch anders erklären; das Eis war offenbar von wärmeren Körpern (den Wänden des Kellers u. dgl.) umgeben, die ihm Wärme*strahlen* zusenden. Nun ist es eine bekannte Thatsache, dass Wärmestrahlen, wenn sie im Innern eines Eisstückes auf Luftblasen oder auf feste eingefrorne Körper treffen, diese erwärmen und das umliegende Eis im Innern zum Schmelzen bringen. Auf diese Weise konnten die Samen nicht nur, sondern auch die Wurzeln durch Wärmestrahlung, die das Eis durchsetzt, erwärmt werden und so das sie berührende Eis schmelzen; über die wahre Temperatur der Keimpflanzen bei dieser Gelegenheit ist also nichts Sicheres bekannt. — Die Angaben verschiedener Beobachter über die höchste Temperatur des Wassers, in welchem noch manche niedere Algen wachsen, weichen unter einander sehr ab, und vielleicht ist Regel's Angabe, wonach das Wasser unter 40°C. warm sein muss, wenn Pflanzen darin wachsen sollen, die wahrscheinlichste; ich habe mich davon überzeugt, dass sehr verschiedene Pflanzen einen Aufenthalt von nur 10 Minuten im Wasser von 45—46°C. mit dem Leben bezahlen, während in Luft befindliche Phanerogamen 48° bis 49°C. längere Zeit ertrugen, bei 51°C. aber schon nach 10 bis 30 Minuten ihre Lebensfähigkeit verloren (wobei natürlich eine etwaige Beschädigung durch Austrocknung vermieden wurde)[2]. Ueber hohe Temperaturen, welche Pilzsporen ertragen können, ohne ihre Keimfähigkeit zu verlieren, lagen bisher sehr differirende, zum Theil ganz unglaubliche Angaben vor, wonach selbst Temperaturen von mehr als 100° C., selbst bis 200°C. unschädlich sein sollten. Aus 94 Versuchen, welche mit

---

1) Sachs: Ueber die obere Temperaturgrenze der Vegetation. Flora 1864, p. 5. — Franz Krašan: Beiträge zur Kenntniss des Wachsthums der Pflanzen in den Sitzungsber. der Wiener Akademie 1873, 6. März und 3. April, ferner ebenda 1873 den 9. Octbr.

2) Hugo de Vries (Materiaux pour la connaissance de l'infl. de la Temp. in Archives Néerlandaises. T. V. 1870) kam durch zahlreiche Versuche an kryptogamischen wie phan. Wasser- und Landpflanzen zu denselben Resultaten. Nach Schmitz (Linnaea 1843, p. 478) wird Sphaeria carpophila durch Wasser von 35—38° R. (d. h. bei 43,5 bis 47,5° C.) binnen 10 Minuten getödtet.

allen Vorsichtsmassregeln [1]) von P. Tarnowsky ausgeführt worden, ergiebt sich jedoch, dass die Sporen von Penicillium glaucum und Rhizopus nigricans in Luft 1—2 Stunden auf 70—80 °C erwärmt nur noch sehr selten keimen, während 82—84 °C. durchaus tödtlich wirken. Die in geeigneter Nährflüssigkeit erwärmten Sporen jedoch verlieren ihre Keimfähigkeit schon bei 54—55° C. vollständig. Auf das Fleisch von Citronenfrüchten ausgesäete Sporen von Penicillium glaucum sollen nach Wiesner nicht unter 1,5 °C. und nicht über 43 °C. keimen, die weitere Entwickelung zwischen noch engeren Grenzen stattfinden. Das Temperaturoptimum soll bei 22 °C. resp. 26 °C. liegen. (Sitzungsber. der wiener Akad. 1873 April).

Das Wachsthum der Keimtheile auf Kosten der Reservestoffe beginnt nach meinen Untersuchungen [2]) bei Weizen und Gerste schon unterhalb 5° C., bei Phaseolus multiflorus und Zea Mais mit 9,4 °C., bei Cucurbita Pepo mit 13,7 °C. Sind aber die Reservestoffe des Samens verbraucht, so muss, wie es scheint, immer eine höhere Termperatur eintreten, damit das Wachsthum auf Kosten neu assimilirter Substanz fortgesetzt werde. Die höchsten von mir beobachteten Keimungstemperaturen lagen für Phaseolus multiflorus, Zea Mais, Cucurbita Pepo bei ungefähr 42 °C., für Weizen, Gerste, Erbsen bei ungefähr 37—38 °C.

Die niedrigste Temperatur für das Ergrünen der Chlorophyllkörner liegt für Phaseolus multiflorus und Zea Mais bestimmt oberhalb 6 °C. und wahrscheinlich unter 15 °C., bei Brassica Napus oberhalb 6 °C., bei Pinus Pinea zwischen 7 ° und 11 °C. Die höchstmögliche Temperatur für das Ergrünen der schon vorhandenen (noch gelben) Blätter liegt für die erst genannten Pflanzen oberhalb 33 °C., für Allium Cepa oberhalb 36 °C.

Die Sauerstoffabscheidung und dem entsprechend die Assimilation soll bei Potamogeton in Wasser zwischen 10 und 15° C. nach Cloëz und Gratiolet beginnen, bei Vallisneria oberhalb 6 °C. Bei vielen Moosen, Algen und Flechten mag die Assimilation vielleicht auch schon bei niedrigeren Temperaturen stattfinden; nach Boussingault (Comptes rend. Bd. 68, p. 410) wird von den Blättern der Lärche schon bei 0,5 bis 2, 4 °C., denen der Wiesengräser bei 1,5—3,5 °C. Kohlensäure zersetzt. Heinrich fand das Minimum der zur Abscheidung von Gasblasen nöthigen Temperatur für Hottonia palustris bei 2,7 °C. Eine obere Temperaturgrenze für diese Function ist nur für Hottonia palustris bekannt, wo sie nach Heinrich bei 50—56 °C. liegt.

Die Reizbarkeit und periodische Bewegung der Mimosenblätter tritt erst ein, wenn die Temperatur der umgebenden Luft 15 °C. übersteigt; die periodischen Schwingungen der seitlichen Blättchen von Hedysarum gyrans finden erst bei Temperaturen über 22 °C statt. Die obere Temperaturgrenze für die Reizbarkeit der Mimosenblätter hängt von der Dauer der Erwärmung ab, in Luft von 40 ° C. werden sie binnen einer Stunde, in solcher von 45 ° C. binnen einer halben Stunde, in solcher von 40—50 ° C. binnen wenigen Minuten starr, können dann

1) Zu diesen gehört vor Allem ein sicherer Schutz vor solchen Sporen, die nach der stattgehabten Erwärmung in den Beobachtungsapparat sich einschleichen.

2) Sachs: Abhängigkeit der Keimung von der Temperatur. Jahrb. f. wiss. Bot. II, 338 (1860). — A. de Candolle in Bibliothèque universelle de Genève 1865. T. XXIV. p. 243 ff. — Köppen: »Wärme und Pflanzenwachsthum«, eine Dissertation. Moskau 1870. — *Nach Kerner (nat.-wiss. Verein Janobrock 1872, 15. Mai) sollen die meisten Pflanzen, zumal Alpenpflanzen, jedoch schon unterhalb 2° C. keimen.

aber bei sinkender Temperatur wieder reizbar werden; dagegen bewirken 52° C. dauernde Unbeweglichkeit und den Tod.

Die untere Temperaturgrenze für die Beweglichkeit des strömenden Protoplasma von Nitella syncarpa liegt nach Nägeli bei 0°, dagegen für das der Haare von Cucurbita nach meinen Beobachtungen bei einer Lufttemperatur von 10 bis 11° C. — Die obere Temperaturgrenze für die Protoplasmaströmungen liegt bei Nitella syncarpa nach Nägeli bei 37° C., bei den Haaren von Cucurbita steht die Strömung, wenn sie in Wasser von 46—47° C. getaucht sind, binnen zwei Minuten still, im Wasser von 47—48° C. binnen einer Minute; in Luft können diese Haare zehn Minuten lang 49—50,5° C. ertragen, ohne dass die Strömung aufhört; die in den Filamenthaaren von Tradescantia hört in Luft von 49° C. binnen drei Minuten auf, um bei niedriger Temperatur wieder zu beginnen.

Auch die Wasseraufnahme durch die Wurzeln hängt von bestimmten Temperaturgrenzen ab: so fand ich, dass die Wurzeln von Tabak und Kürbis aus einem feuchten Boden von 3 bis 5° C. nicht mehr so viel Wasser aufnahmen, um einen schwachen Verdunstungsverlust zu ersetzen; Erwärmung des Bodens auf 12 bis 18° C. genügte, um ihre Thätigkeit hinreichend zu steigern; die Wurzeln von Brassica Napus und Brassica oleracea dagegen nehmen auch aus einem nahe zu 0° C. kalten Boden noch die zur Deckung eines mässigen Transpirationsverlustes nöthigen Wassermengen auf.

Eine zweite Folgerung aus den bisher gemachten Beobachtungen lässt sich dahin formuliren, *dass die Functionen der Pflanze beschleunigt und in ihrer Intensität gefördert werden, wenn die Temperatur, von der unteren Grenze anfangend, steigt; dass bei Erreichung eines bestimmten höheren Temperaturgrades ein Maximum der Leistung der Function eintritt, und dass diese bei noch weiterer Steigerung der Temperatur wieder abnimmt, bis bei der oberen Temperaturgrenze der Stillstand eintritt*; eine Proportionalität zwischen der Intensität der Function und der Temperatur besteht also nicht.

So erreicht nach meinen Beobachtungen z. B. die Wachsthumsgeschwindigkeit der Keimwurzeln von Zea Mais ihr Maximum bei 27,2° C., von Pisum sativum, Triticum und Hordeum vulgare bei 22,8° C.; eine Steigerung der Bodentemperatur bis zu den oben genannten Grenzen bewirkt Abnahme der Wachsthumsgeschwindigkeit[1].

Die Reizbarkeit der Mimosenblätter ist bei 16 bis 18° C. ziemlich träge, bei 30° C. scheint sie ein Maximum zu erreichen; die periodisch beweglichen Seitenblättchen von Hedysarum gyrans machen nach Kabsch eine Schwingung bei 35° C. in 85 bis 90 Secunden, bei 28 bis 30° in 180 bis 280 Secunden, bei niedrigeren Temperaturen werden die Schwingungen unvollständig und bei 23 bis 24° C. fast unmerklich.

Die Geschwindigkeit der Protoplasmabewegung in Nitella syncarpa erreicht nach Nägeli ihr Maximum bei 37° C., bei weiterer Erwärmung hört die Bewegung auf. In den Haaren von Cucurbita, Solanum Lycopersicum und Tradescantia, sowie im Parenchym von Vallisneria fand ich die Bewegung des Protoplasma bei

1) Weitere Einzelnheiten darüber in meiner gen. Abhandlung, so wie bei Köppen l. c. und de Vries l. c. — Man vergl. ferner das unter Cap. IV über den Einfl. der Temp. auf die Wachsthumsgeschwindigkeit Gesagte.

12 bis 16° C. langsam, bei 30 bis 40° C. sehr lebhaft, bei 40 bis 50° C. wieder verlangsamt.

Plötzliche und sehr starke Temperatur schwankungen zwischen 0° und 50° C. erwiesen sich bei den Versuchen von de Vries mit zahlreichen in Vegetation begriffenen Pflanzen als dem Leben ungefährlich, insofern weder unmittelbar noch später eine Beschädigung wahrzunehmen war. Damit ist jedoch nicht gesagt, dass stärkere Temperaturschwankungen gleichgiltig an der Pflanze vorübergehen. Vielmehr scheint es, dass, wenn der Pflanze überhaupt eine günstige Temperatur zu Gebote steht, ihre Functionen um so energischer sich geltend machen, je constanter diese günstige Temperatur ist. Der Zusammenhang der Temperaturschwankung mit den von Hofmeister, de Vries und Köppen beobachteten ungünstigen Wirkungen ist jedoch ein sehr complicirter und bis jetzt nicht zu durchschauender, da ich nachgewiesen habe, dass jeder auch raschen Hebung und Senkung der Temperatur eine Hebung und Senkung der Wachsthumsgeschwindigkeit entspricht, obgleich nach Köppen die Zuwachse längerer Zeiten geringer sein sollen bei schwankender als bei constanter Temperatur, wenn auch in beiden Fällen die Mitteltemperatur dieselbe ist, was jedoch durch neuere Beobachtungen von Pedersen in Frage gestellt wird.

Werden die oben genannten Temperaturgrenzen, die untere durch weitere Erniederung, die obere durch weitere Steigerung der Temperatur überschritten, so können die Functionen je nach Umständen einfach zur Ruhe kommen, um bei Rückkehr günstiger Temperaturgrade wieder einzutreten, oder aber die Ueberschreitung der Temperaturgrenze ruft bleibende Veränderungen, Beschädigung und Tödtung der Zellen hervor.

Die durch zu starke Erwärmung oder durch Erfrieren getödteten Zellen zeigen im Allgemeinen dieselben Veränderungen, wie die durch Gift, Elektricität u. s. w getödteten; das Protoplasma wird unbeweglich, die Turgescenz hört auf, weil die Resistenz der Zellhäute (sammt dem Protoplasmaschlauch) nachlässt und das Herausfiltriren des Saftes gestattet, die Gewebe werden schlaff, secundäre chemische Veränderungen der Säfte bewirken eine dunkele Färbung, wie an ausgepressten Säften, und die rasche Verdunstung bewirkt bald ein völliges Austrocknen der getödteten Gewebe.

Die Beschädigung in Folge zu hoher und zu niederer Temperatur kann unter Umständen eine mittelbare und langsam eintretende sein, nämlich dann, wenn unter den gegebenen Verhältnissen eine Function zu sehr gesteigert oder geschwächt und so das harmonische Ineinandergreifen der verschiedenen Lebensvorgänge gestört wird; so kann durch zu hohe Vegetationstemperatur das Wachsthum so beschleunigt werden, dass die Assimilation (zumal bei mangelhafter Beleuchtung) nicht hinreicht, das nöthige Baumaterial zu liefern; die Transpiration der Blätter kann dabei so gesteigert werden, dass die Thätigkeit der Wurzeln den Verlust nicht zu ersetzen vermag. Andererseits kann z. B. eine zu niedere Bodentemperatur die Thätigkeit der Wurzeln so herabdrücken, dass selbst kleine Transpirationsverluste der Blätter nicht mehr ersetzt werden (s. unten).

Im Folgenden abstrahiren wir von derartigen Fällen und halten uns an die unmittelbar durch zu hohe Temperatur und durch Gefrieren und Aufthauen bewirkten Beschädigungen der Zellen.

1) Die Tödtung der Zellen durch zu hohe Temperatur hängt (ähnlich wie das Erfrieren wesentlich von dem Wassergehalt derselben ab. Während saftige Gewebe schon unterhalb oder bei 50° C. getödtet werden, können lufttrockene Samen von Pisum sativum selbst über 70° C. während einer Stunde aushalten, ohne ihre Keimkraft zu verlieren; von Weizen- und Maiskörnern, die auf 65° C. eine Stunde lang erwarmt wurden, keimten noch 98, resp. 25 Proc. — Mit Wasser vollgesogene Erbsen eine Stunde lang der Temperatur

54 bis 55° C. ausgesetzt, waren sämmtlich getödtet, Roggen, Gerste, Weizen, Mais schon bei 53 bis 54° C. Ein ähnliches Verhalten zeigen die Pilzsporen, wie aus den im Text erwähnten Beobachtungen von Tarnowsky hervorgeht. Die Ursache der Tödtung mag zum Theil in der Gerinnung der Eiweissstoffe liegen, welche das Protoplasma zusammensetzen, auch diese hängt vom Wassergehalt derselben und anderen Umständen insofern ab, als diese eine verschieden hohe Temperatur zur Gerinnung nöthig machen. Die Desorganisation der Zellhaut scheint erst bei höheren Temperaturen merklich zu werden, und die der Stärke, die erst bei 55 bis 60° C. erfolgt, kommt hier insofern nicht in Betracht, als auch stärkefreie Zellen durch Ueberschreitung der Temperatur von 50° C. getödtet werden[1].

2) Das Erfrieren oder die Tödtung der Zellen durch Erstarrung ihres Saftwassers zu Eis und durch nachheriges Aufthauen des letzteren hängt ebenfalls in erster Linie vom Wasserreichthum der Zellen ab. Lufttrockene Samen scheinen jeden Kältegrad ohne Beschädigung ihrer Keimkraft zu überdauern; die Winterknospen der Holzpflanzen, deren Zellen sehr reich an assimilirten Stoffen, aber wasserarm sind, überdauern die Winterkälte und oft wiederholtes rasches Aufthauen, während die jungen, in der Entfaltung begriffenen Blätter im Frühjahr einem leichten Nachtfrost erliegen. — Ein mindestens eben so wichtiges Moment aber liegt in der specifischen Organisation der Pflanze; manche Varietäten derselben Pflanzenart unterscheiden sich nur durch den Grad ihrer Resistenz gegen die Kälte und das Aufthauen. Manche Pflanzen, wie die Flechten, Laub- und Lebermoose, manche Pilze von lederartiger Consistenz, die Mistel u. a. scheinen überhaupt niemals zu erfrieren, die Naviculeen können nach Pfitzer bei 10—20° R. gefrieren und nach dem Aufthauen fortleben, während manche Phanerogamen aus südlicher Heimath schon durch rasche Temperaturschwankungen um den Eispunct getödtet werden[2]). Schmitz (Linnaea 1843, p. 445) sah Agaricus fascicularis steif gefroren, nach dem Aufthauen weiter wachsen.

Ob ein Pflanzengewebe durch die blosse Thatsache, dass sein Zellsaftwasser zu Eiskrystallen erstarrt, schon getödtet werden könne, ist ungewiss; sicher dagegen ist es, dass bei sehr vielen Pflanzen die Tödtung erst durch die Art des Aufthauens bewirkt wird; dasselbe Gewebe, welches nach dem Gefrieren des Saftwassers bei langsamem Aufthauen lebensfrisch bleibt, wird desorganisirt, wenn es, bei gleicher Kälte gefroren, rasch aufthaut: demnach erfolgt bei solchen Pflanzen die Tödtung nicht beim Gefrieren, sondern erst beim Aufthauen[3]).

Bei der Eisbildung in einem Pflanzengewebe kommen zweierlei Verhältnisse zuerst in Betracht: Das Wasser, welches gefrieren soll, ist einerseits in einem Lösungsgemenge, dem Zellsafte enthalten, andererseits wird es von den Adhäsionskräften in den Molecularporen der Zellhaut und der Protoplasmagebilde als Imbibitionswasser festgehalten. — Nun ist es eine in der Physik festgestellte Thatsache, dass eine gefrierende Lösung sich scheidet in reines Wasser, welches zu Eis erstarrt, und in eine concentrirtere Lösung, deren Gefrierpunct tiefer liegt (Rüdorff in Pogg. Ann. 1861, Bd. 114, p. 63 und 1862, Bd. 116, p. 55). Es wird also durch das Gefrieren eines Theils des Zellsaftwassers der noch nicht gefrorene Theil des

1) Die Angaben Wiesner's (Sitzungsbericht der Wiener Akad. 1871, Octoberheft Bd. LXIV, p. 14, 15) sind mir leider unverständlich. Verschiedene neuere Angaben über hohe Temperaturen, welche Pilzsporen ertragen sollen, ohne ihre Keimungsfähigkeit zu verlieren, grenzen vielfach an das Unglaubliche und bedürfen so sehr der kritischen Sichtung, dass ich sie hier einstweilen übergehe.

2) Ueber die Höhe der Kältegrade, welche die Vegetation überhaupt erträgt, vergl. Göppert: bot. Zeitg. 1871, Nr. 4 u. 5.

3) Der Satz in seiner obigen Fassung stützt sich auf sorgfältige Untersuchungen, die ich in der k. sächs. Ges. d. Wiss. 1860 (Krystallbildungen u. s. w.), ferner in den landwirthschaftl. Versuchsstationen 1860, Heft V, p. 167 und in meinem Handbuch der Exp.-Phys. mitgetheilt habe. Ich finde nicht, dass Göppert's Einwendungen (Bot. Zeitg. 1871, No. 24) an meinen Ergebnissen etwas ändern; sein Versuch mit Calanthe veratrifolia kann ganz anders gedeutet werden, als es dort geschieht.

Saftes concentrirter, es können dadurch möglicherweise chemische Veränderungen eingeleitet werden, da Rüdorff nachweist, dass in einer gefrierenden Losung wirklich neue Verbindungen auftreten. In wie weit dieses Moment bei der Tödtung der Zellen durch Gefrieren und Aufthauen in Betracht kommt, lässt sich jetzt noch nicht entscheiden.

Etwas Aehnliches wie bei einer gefrierenden Lösung macht sich nun auch bei dem Gefrieren eines imbibirten, quellungsfähigen, organisirten Körpers geltend; auch hier gefriert bei einem bestimmten Kältegrade nur ein Theil des imbibirten Wassers, der andere bleibt als Imbibitionswasser zwischen den Molekülen des Körpers, der dem entsprechend sein Volumen vermindert, sich zusammenzieht, während der gefrierende Theil des Imbibitionswassers von den Molekülen des imbibirten Körpers sich trennt, die Wassermolekule werden losgerissen, um sich zu Eiskrystallen zu gruppiren. — Bei dem gefrorenen Stärkekleister tritt dies auffallend hervor; vor dem Gefrieren eine homogene Masse, erscheint er nach dem Aufthauen als ein schwammiges, grobporöses Gebilde, aus dessen groben Hohlräumen das aufthauende Wasser klar abläuft; ähnlich verhält sich geronnenes Eiweiss bei dem Aufthauen: in diesen Fällen wird offenbar eine dauernde Veränderung durch das Gefrieren eines Theils des imbibirten Wassers hervorgerufen; die bei der Eisbildung im Kleister und im geronnenen Eiweiss zu einem wasserarmen Netzwerk sich gruppirenden Moleküle der Substanz ordnen sich bei dem Aufthauen nicht mehr mit den bei dem Gefrieren von ihnen abgetrennten Wassertheilen zu einem homogenen Ganzen zusammen; der aufgethaute Kleister ist eben kein Kleister mehr.

Auch bei dem Gefrieren lebender saftiger Gewebe trennt sich ein Theil des imbibirten Wassers ab und gefriert als reines Wasser zu Eis, ein Rest bleibt als Imbibitionswasser im Protoplasma und in den Zellhäuten zurück, wenigstens so lange die Temperatur nicht sehr tief sinkt. Blätter und saftige Stengel bei 5 bis 10° C. gefroren, lassen leicht erkennen, dass nur ein Theil des Wassers in Form von Eiskrystallen vorhanden ist; ein anderer Theil desselben durchtränkt die noch geschmeidigen Zellhäute, die nicht starr sind. Findet das Gefrieren langsam statt, so tritt das gefrierende Wasser in Form von Eiskrusten, die aus dichtgedrängten kleinen Eiskrystallen bestehen, auf der Oberfläche der saftigen Gewebe hervor. Diese Krystalle stehen rechtwinkelig auf der Gewebeoberfläche und verlängern sich durch Zuwachs an ihrer Basis. Auf diese Weise kann ein sehr grosser Theil des Gewebewassers in Form von Eiskrusten hervortreten, während das an Wasser ärmer werdende Gewebe sich entsprechend zusammenzieht [1]) und seinen Turgor verliert. Ausserordentlich schön tritt diese Erscheinung an den mächtigen Blattstielen der Artischocken auf, wenn sie langsam gefrieren; das saftige Parenchym trennt sich dabei von der Epidermis ab, die jenes wie ein locker aufliegender Sack umgiebt; das Parenchym selbst zerreisst im Innern, so dass jeder Fibrovasalstrang von einer Parenchymhülle umschlossen bleibt; die Fig. 473 zeigt, wie die Eiskrusten aus den Parenchymmassen hervorgetreten sind. Ich habe von Blattstielstücken, die 396 Gramm wogen, 99 Gramm reines Eis gesammelt, welches nach dem Schmelzen zur Trockene abgedampft, nur geringe Spuren fester Substanz (etwa 1 pro Mille)

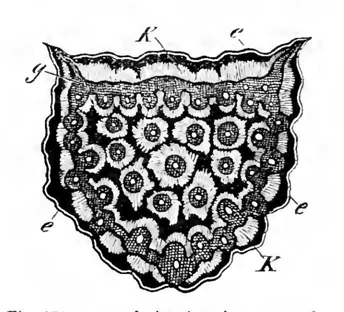



Fig. 473. Querschnitt eines langsam gefrorenen Blattstiels von Cynara Scolymus; *e* die abgelöste Epidermis; *g* das Parenchym, in welchem die weissgelassenen Querschnitte der Fibrovasalstränge liegen; es bildet eine zähe geschmeidige Masse und ist während des Gefrierens zerrissen, es hat sich eine peripherische Schicht abgesondert von mehreren inneren Partieen, welche die Stränge umhüllen. Jede freie Oberfläche der Parenchymtheile ist mit Eiskrusten *K K* überzogen, diese bestehen aus dicht gedrängten Prismen. Die Hohlräume des zerrissenen Gewebes sind in der Figur ganz schwarz gehalten.

---

1) Geschieht dies auf verschiedenen Seiten eines Blattes oder Astes in verschiedenem Grade, so treten selbstverständlich Krümmungen ein, die man auch wirklich häufig beobachtet. Die Frostspalten der Bäume beruhen wahrscheinlich auch nur auf derartigen Veränderungen.

hinterliess. Aehnliche Verhältnisse habe ich vielfach bei anderen Pflanzen beobachtet; oft ist aber die Eisbildung nicht so regelmässig wie bei den Artischocken; man findet dann in den Lücken des innerlich zerrissenen Gewebes (z. B. in saftigen Stämmen von Brassica oleracea) kleine unregelmässige Eisschollen; zuweilen tritt auch das Eis in Form von Kämmen, die Epidermis zerreissend, über die Oberfläche saftiger Stengel hervor (Caspary). Ich habe schon früher gezeigt[1], dass man auf durchschnittenen saftigen Pflanzentheilen, z. B. Runkelrüben, wenn man sie vor Verdunstung geschützt langsam gefrieren lässt, continuirliche, die Schnittfläche bedeckende Eiskrusten bekommt, die aus an der Basis wachsenden Eisprismen bestehen. — Die Entstehung und das Wachsthum dieser Eiskrystalle lässt sich so auffassen, dass zunächst bei Eintritt eines bestimmten Kältegrades im Gewebe eine äusserst feine Wasserschicht gefriert, welche die unverletzten Zellhäute äusserlich überzieht; es tritt dann sofort aus der Zellhaut eine neue sehr dünne Wasserschicht an die Oberfläche und gefriert ebenfalls, die schon vorhandene Eisschicht verdickend, und so geht es fort; die Zellhaut nimmt von innen her immerfort Zellsaftwasser in sich auf, durchtränkt sich damit und lässt die äusserste Molecularschicht ihres Imbibitionswassers gefrieren; die ersten dünnen Eisschichten auf der Aussenseite der unverletzten Zellen bilden polygonale, an einander grenzende Tafeln; jede Tafel wird durch Zuwachs an ihrer Unterseite zu einem Eisprisma; die dicht gedrängten Prismen bilden eine leicht zu zerbröckelnde Eiskruste. Bei diesem Vorgange wird der Zellsaft eine immer concentrirtere Lösung, die Zellhaut und das Protoplasma immer wasserärmer. — Es lässt sich nun auch einigermaassen verstehen, warum ein rasches Aufthauen die Zellen tödtet, langsames nicht; findet nämlich das Aufthauen langsam statt, so schmelzen die Eiskrystalle an ihrer Basis, wo sie die Zelle berühren, das flüssig werdende Wasser wird sofort in die Zelle eingesogen, die ursprünglichen Verhältnisse der Zellsaftlösung und der Imbibition der Zellhaut und des Protoplasma können sich wieder herstellen, wenn sie nicht während des Gefrierens schon beschädigt worden sind. Thaut dagegen die Eiskruste oder Eisscholle sehr schnell auf, so läuft ein Theil des sich bildenden Wassers in die Zwischenräume des Gewebes, bevor es aufgesogen werden kann; die ursprünglichen normalen Concentrationsverhältnisse und Imbibitionszustände können sich in den Zellen nicht wieder herstellen, was unter Umständen tödtlich wirken kann, je nach der chemischen Natur der im Zellsaft gelösten Stoffe und nach der Molecularstructur des Protoplasma und der Zellhaut. Es erklärt sich aus der hier geltend gemachten Anschauung auch, warum der grössere Wassergehalt die Gefahr des Erfrierens steigert; denn je wasserärmer das Gewebe ist, desto concentrirter sind die Zellsäfte, ein desto grösserer Theil des Wassers ist dann auch von den Imbibitionskräften festgehalten; demnach kann dann nur ein kleiner Theil des Wassers Eiskrystalle bilden, und bei dem Aufthauen derselben werden die genannten Störungen geringere Werthe haben.

Endlich ist es auch erklärlich, warum manche Pflanzen dann durch zu rasches Aufthauen getödtet werden, wenn sie bei sehr tiefen Kältegraden gefroren waren, während das Gefrieren bei geringer Kälte unschädlich ist; denn je tiefer die Temperatur sinkt, ein desto grösserer Theil des Zellsaft- und Imbibitionswassers wird in Eis verwandelt, die Störung der Saftconcentration und der Imbibitionszustände wird mit zunehmender Kälte immer grösser, die Wiederherstellung des normalen Zustandes bei dem Aufthauen also immer schwieriger. Dass die oben genannten Zerreissungen ganzer Gewebeschichten während des Gefrierens für das Fortleben des Organs nach dem Aufthauen eine sehr geringe Bedeutung haben, zeigt die Thatsache, dass selbst die Blattstiele der Artischocken, deren gefrorener

1) Sachs: Krystallbildungen bei dem Gefrieren und Veränderung der Zellhäute bei dem Aufthauen saftiger Pflanzentheile (Bericht der k. sächs. Ges. d. Wiss. 1860). — Die oben beschriebenen Krystallbildungen im Inneren gefrorener Pflanzen habe ich schon in der ersten Aufl. dieses Lehrbuchs 1868 erwähnt und zur Erklärung des Erfrierens benutzt; später 1869 hat auch Prillieux (Ann. des sc. nat. T. XII, p. 128) dieselben Erscheinungen an verschiedenen Pflanzen beschrieben.

Zustand durch Fig. 473 dargestellt ist, nach langsamem Aufthauen bis in den folgenden Sommer hinein unbeschädigt blieben. Diese inneren Zerreissungen haben mit dem plötzlichen Kältetod der Zellen ebenso wenig zu thun, wie Frostspalten der Bäume, die bei stark sinkender Temperatur durch peripherische Zusammenziehung der Rinde und äusseren Holzschichten entstehen und sich bei steigender Temperatur wieder schliessen.

Die Vermuthung, dass vegetirende Pflanzen, zumal solche, welche zu ihrer Vegetation hoher Temperaturen bedürfen, schon durch Abkühlung ihres Gewebes bis nahe an den Eispunct während kurzer Zeitdauer direct getödtet werden könnten; ist durch Versuche H. de Vries' (l. c.) widerlegt. Trotzdem können die alten Beobachtungen Bierkander's und Hardy's, dass manche derartige Pflanzen (z. B. Cucurbitaceen, Impatiens, Solanum tub., Byxa Orelleana, Crescentia Cujete u. a.) bei niederen Temperaturen über dem Eispunct in freier Luft erfrieren, erklärlich gefunden werden, wenn man beachtet, dass durch die Ausstrahlung die Temperatur ihrer Gewebe sich unter den Eispunct abkühlen kann, wenn auch die Lufttemperatur noch 2—3, selbst 5 $^0$ C. beträgt. — Aber noch auf eine andere Art können niedere Temperaturen über Null den Pflanzen aus südlicher Heimath gefährlich werden; nämlich dann, wenn der die Wurzel umgebende Boden längere Zeit eine so niedere Temperatur behält, während die Blätter fortfahren zu transpiriren; in diesem Falle ist nämlich die Wasseraufnahme durch die Wurzeln so verlangsamt, dass sie nicht mehr im Stande sind, den Transpirationsverlust der Blätter zu ersetzen, die nun welken (und endlich wohl auch vertrockenen). Erwärmung des die Wurzeln umgebenden Bodens genügt, die welken Blätter wieder turgescent zu machen. So fand ich es bei in Töpfen erwachsenen Pflanzen von Nicotiana, Cucurbita, Phaseolus[1]). In England welkten im Winter die Zweige eines in das Warmhaus geleiteten Weinstocks, dessen Wurzeln ausserhalb im Boden standen, offenbar nur wegen der zu niederen Temperatur des Letzteren; denn als man ihn mit warmem Wasser begoss, erholten sich auch die Zweige im Warmhaus.

c) Unter den Veränderungen, welche andauernde Temperaturerniedrigung an Pflanzen bewirkt, ist eine der auffallendsten die Farbenänderung der über Winter ausdauernden Blätter, die bereits von Mohl[2]) vor langer Zeit beobachtet, neuerdings von Kraus[3]) genauer studirt wurde. Diese Farbenänderung ist von zweierlei Art, indem die Blätter entweder nur missfarbig, bräunlich, gelb- oder rostbraun werden, wie bei Taxus, Pinus, Abies, Juniperus, Buxus, oder auf der Oberseite sich entschieden roth färben, wie bei Sedum, Sempervivum, Ledum, Mahonia, Vaccinium. Die Missfärbung der ersten Gruppe beruht nach Kraus auf einer Veränderung des Chlorophylls; indem die Chlorophyllkörner ihre Gestalt und Begrenzung verlieren, bildet sich eine verschwommene, wolkige Protoplasmamasse von rothbrauner oder braungelber Färbung, während der Zellkern farblos bleibt. Diese Veränderungen sind gewöhnlich vollständiger in den Pallisadenzellen der Oberseite als im tiefer liegenden Parenchym. Die spectroskopische Prüfung ergab, dass von den zwei Pigmenten, die in ihrer Mischung den Chlorophyllfarbstoff (nach Kraus) darstellen, das goldgelbe unverändert bleibt, während das blaugrüne geringe Veränderungen seines Spectrums erkennen lässt.

Die auf der Oberseite roth oder purpurbraun gefärbten Winterblätter der zweiten Gruppe verdanken diese Färbung einer im oberen Theil der Pallisadenzellen liegenden, abgerundeten, hyalinen, stark lichtbrechenden Masse, die, wo die Blätter roth sind, schön karminroth, sonst aber schwach gelblich gefärbt erscheint, und der Hauptmasse nach aus Gerbstoff besteht. Die Chlorophyllkörner, intact und schön grün, sind alle im inneren Ende dieser Zellen zusammengedrängt. Im Schwammparenchym des Mesophylls findet sich im Centrum jeder Zelle eine rothe oder farblose Gerbstoffkugel und die Chlorophyllkörner, gleichfalls intact, bald an einer, bald an mehreren Stellen in rundlichen oder unregelmässigen Klum-

1) Sachs in »Landw. Vers.-Stationen«. 1865. Heft V, p. 195.

2) Mohl: Vermischte Schriften. Tübingen 1845, p. 375.

3) Kraus: Einige Beobachtungen über die winterliche Färbung immergrüner Gewächse in den Sitzungsber. der phys.-medic. Societät zu Erlangen. 19. Dec. 1871 und 11 März 1872.

pen immer an den Seiten gegen Nachbarzellen gelagert. In diesen Fallen ist der Chlorophyllfarbstoff in beiden Pigmenten unverändert, der rothe Farbstoff ist in Wasser löslich und von rothen Bluthenstoffen spectralanalytisch nicht zu unterscheiden.

In allen uberwinternden Blättern wie in grunen Rindentheilen fand Kraus die Chlorophyllkorner von den Wänden hinweg nach dem Inneren der Zelle gewandert und daselbst in Klumpen zusammengelagert (vergl. § 8). — Im Fruhjahr wird bei hinreichend warmem Wetter der normale Zustand wieder hergestellt, der rothe Farbstoff verschwindet, die Chlorophyllkörner nehmen ihre normale Vertheilung an den Zellwänden wieder an. Kraus zeigt, dass die winterliche Veränderung der Blätter auf der Temperaturerniedrigung beruht, da sie durch blosse Temperaturerhöhung, sowohl im Finstern wie im Licht, wieder in den normalen Zustand übergeführt wird. Als er bei starker Winterkälte abgeschnittene Zweige von Buxus ins geheizte Zimmer nahm und in Wasser stellte, so zeigte sich, dass das Protoplasma der Zellen, schon nach 1—2 Tagen homogen geworden, an den Wänden sich sammelte, dann (wie bei der Chlorophyllkornbildung im Finstern) durch Furchung in Körner zerfiel, wobei die rothe Färbung desselben zu einer gelbgrünen, schliesslich reingrünen wurde, so dass nach Verfluss von 3—5, höchstens 8 Tagen die Wände mit lebhaft grünen, scharf umgrenzten Chlorophyllkörnern belegt waren. Bei Thuja brauchte der Process 2—3 Wochen (bei mir jedoch nur einige Tage). Die Restitution ist also eine ziemlich langsame, wogegen nach Kraus eine einzige Frostnacht genügt, um bei Buxus, Sabina und Thuja die Veränderung des Chlorophylls nach Form und Färbung zu bewirken. — Dass das Licht, wenigstens bei der Wiederherstellung des normalen Chlorophylls, keinen Antheil hat, zeigt die Thatsache, dass sie auch bei Zweigen, welche im Zimmer im Finstern gehalten werden, erfolgt; dagegen dürfte die Thatsache, dass die durch Deckung von anderen Blättern geschützten Stellen die Farbenanderung nicht zeigen, darauf hinweisen, dass es sich bei dem ganzen Phänomen weniger um die niedrige Lufttemperatur, als um die durch Ausstrahlung vermittelte Abkühlung handelt.

d) Zweckmässige Vorrichtungen zur Beobachtung grösserer Pflanzen und Pflanzentheile unter der Einwirkung bestimmter, hoher oder niederer Temperaturen sind leichter herzustellen (vergl. mein Handb. der Exp.-Phys. p. 64, 66). Schwieriger ist es, mikroskopische Objecte einer beliebig gesteigerten oder erniedrigten Temperatur so auszusetzen, dass man dabei bequem beobachten und überzeugt sein kann, dass die Temperatur des Objects auch die durch das Thermometer angegebene sei oder ihr doch sehr nahe kommt. Dieser Forderung wird durch den sehr wohlfeil herzustellenden Wärmkasten für das Mikroskop Fig. 474 genügt. Nachdem ich denselben, seit drei Jahren mehrfach selbst benutzt, Anderen empfohlen habe, wird eine Beschreibung hier um so mehr am Orte sein, als der Apparat sich besonders auch für Demonstrationen in Collegien eignet.

Die Grösse des Wärmkastens muss der des Mikroskops entsprechen; der meinige ist für eines der gewöhnlichen Hartnack'schen Instrumente construirt. Der beinahe würfelförmige Kasten hat unten und an den Seiten doppelte Wandungen von Zinkblech, die einen Zwischenraum von 25 Mm. Dicke umschliessen, welcher durch das Loch *l* mit Wasser gefüllt wird. Oben ist der Kasten ganz offen, an der vorderen Seitenwand aber eine Oeffnung angebracht, die mit einer gut passenden, aber nicht weiter befestigten Glasscheibe verschlossen wird. Dieses Fenster *f* ist so gross und so angebracht, dass es hinreichend Licht auf den Spiegel des im Kasten stehenden Mikroskops gelangen lässt. Die Höhe des Kastens ist so abgemessen, dass der obere Rand der Doppelwand mit der Brücke *b* des Mikroskops *m* in gleicher Hohe liegt. Die Oeffnung des Kastens wird mit dem dicken Pappdeckel *d d* verschlossen, in den man eine Oeffnung so angebracht hat, dass diese die Brücke *b* genau umschliesst. Neben dem Tubus ist in dem Deckel ein rundes Loch angebracht, durch welches man mit starker Reibung ein kleines Thermometer einschiebt, so dass dessen Kugel neben dem Objectiv hängt. — Der Kasten ist inwendig mit schwarzem Lack angestrichen, und ein mit Wasser durchtränktes Pappstück liegt unter dem Fuss des Mikroskops, welches dadurch fester steht; auch hat der feuchte Pappdeckel den Zweck, die Luft in der Umgebung

des Objects feucht zu erhalten. Durch die über den Deckel hervorragende Stellschraube kann die Einstellung auf das Object bequem geregelt werden, zwei seitliche Oeffnungen, von denen die Fig. eine bei *o* zeigt, dienen dazu, den Objectträger, wenn nöthig, mit einer Pincette zu verschieben. Noch bequemer ist es, den Objectträger an einen Drath zu befestigen, der durch einen in die Oeffnung *o* passenden Kork geht [1].

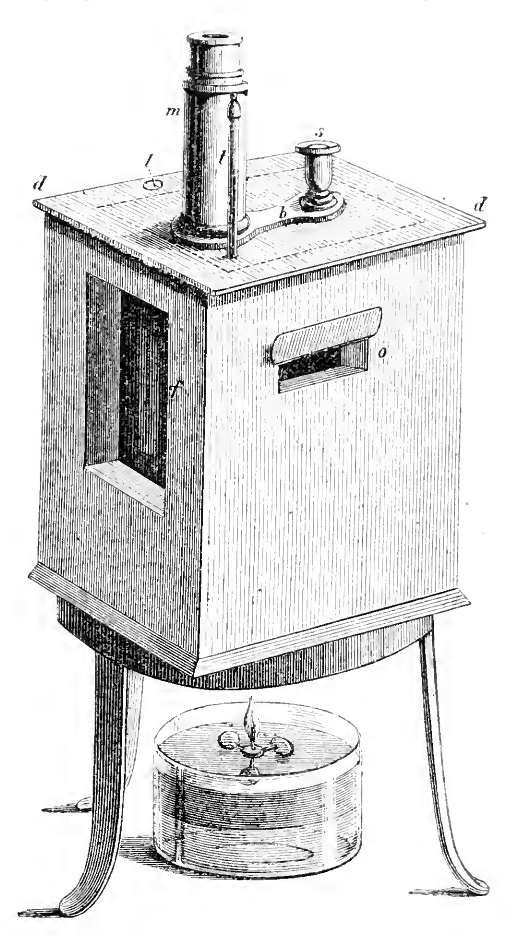


Fig. 474. Wärmkasten für das Mikroskop.

Will man nun bei höherer Temperatur beobachten, so erwärmt man das Wasser im Kasten durch eine untergesetzte Spirituslampe; hat die Temperatur ungefähr die gewünschte Höhe erreicht, so setzt man statt jener eine Oellampe mit Schwimmer unter und wartet, bis die Temperatur c o n s t a n t wird; um höhere oder niedere constante Temperatur zu bekommen, genügt es 1, 2, 3 Schwimmer mit Nachtlichtern in die Lampen zu setzen. Sorgt man für gleichmässiges Brennen, so bleibt die Temperatur im Kasten mehrere Stunden lang so constant, dass sie nur um etwa 1° C. schwankt. G e r a d e d i e s e C o n s t a n z d e r T e m p e r a t u r b ü r g t d a f ü r, d a s s a u c h d a s O b j e c t s e l b s t d i e d u r c h d a s T h e r m o m e t e r a n g e g e b e n e T e m p e r a t u r a n n i m m t.

Mit meinem Wärmkasten ist es leicht, die Abhängigkeit der Protoplasmaströmung von der Temperatur bequem zu beobachten und zu demonstriren. Um bei niederen Temperaturen zu beobachten, wird es genügen, das Loch *l* zu vergrössern, um dem kalten Wasser im Zwischenraum ab und zu Eisstücke zusetzen zu können.

## § 8. Wirkungen des Lichts auf die Vegetation [2].

*A. Allgemeines*: Die Gesammtheit des Pflanzenlebens hängt von der Einwirkung des Lichts auf die chlorophyllhaltigen Zellen ab, insofern dadurch die Neubildung organischer Verbindungen aus den Elementen der Kohlensäure und des Wassers bedingt wird. Die dabei abgeschiedene Sauerstoffmenge ist nahezu gleich derjenigen, welche zur Verbrennung der Pflanzensubstanz nöthig ist, und

1) Derartige Wärmkästen können bei Herrn Optiker Leitz in Wetzlar bezogen werden.

2) P. Decandolle: Physiologie végétale. 1832. III. — Sachs: Ueber den Einfluss des Tageslichtes auf Neubildung und Entfaltung verschiedener Pflanzenorgane. Botan. Zeitg. 1863. Beilage. — Sachs: Wirkung des Lichts auf die Blüthenbildung unter Vermittelung der Laubblätter. Botan. Zeitg. 1865, p. 117. — Sachs: Handb. der Exp.-Phys. 1865, p. 1.

der Arbeitswerth der bei dieser Verbrennung entstehenden Wärme giebt ein Maass für die Grösse der Arbeit, welche das Licht in den chlorophyllhaltigen Pflanzenzellen leistet.

Ist durch den Assimilationsprocess unter Einwirkung des Lichts ein gewisses Quantum assimilirter Substanz entstanden, so kann dann eine lange Reihe von Vegetationsvorgängen auf Kosten derselben ohne directe Mitwirkung des Lichts stattfinden; das Wachsthum neuer Organe und der damit verbundene durch die Athmung unterhaltene Stoffwechsel in den Organen ist ganz oder bis zu einem gewissen Grade unabhängig vom Licht und kann sich in tiefer Finsterniss vollziehen, wie die Keimung der Samen, Knollen, Zwiebeln, das Austreiben von Knospen aus holzigen Zweigen und unterirdischen Rhizomen u. s. w. zeigt. Auch belaubte Pflanzen, welche am Licht ein hinreichendes Quantum von Reservestoffen aufgespeichert haben, bilden ins Finstere gebracht, Sprosse, selbst Blüthen und Früchte.

Wie die unterirdischen oder sonst wie dem Licht entzogenen Theile chlorophyllhaltiger und lichtbedürftiger Pflanzen sich von den am Licht erzeugten Assimilationsproducten ernähren, so leben auch, wie schon früher hervorgehoben wurde, die chlorophyllfreien Schmarotzer und Humusbewohner von der im Licht verrichteten Arbeit chlorophyllhaltiger Zellen anderer Pflanzen und sind insofern doch wenigstens mittelbar vom Licht abhängig, wenn sie auch zuweilen ihre ganze Entwickelung in unterirdischer Finsterniss vollenden, wie die Trüffeln (Tuberaceen), oder doch erst am Ende der Entwickelung hervortreten, um die schon unterirdisch angelegten Blüthen in freier Luft zu entfalten und die Samen auszustreuen, wie Neottia nidus avis, Limodorum abortivum, Epipogum, Corallorrhiza, Monotropa, Lathraea, Orobanche u. a. Auch viele chlorophyllhaltige, von unorganischer Nahrung lebende Pflanzen vollbringen ihre Gestaltungsvorgänge und die dabei nöthigen Processe in tiefster unterirdischer Finsterniss, in denen sie nur zu bestimmten Zeiten ihre grünen Blätter an das Licht hervorstrecken, um zeitweise zu assimiliren und einen neuen Vorrath bildungsfähiger Substanz unterirdisch anzuhäufen; so die Herbstzeitlose, Tulpe, Kaiserkrone, unsere einheimischen Orchideen und viele andere, zumal Zwiebeln, Knollen und Rhizome bildende Pflanzen. — Führt man das fortwachsende Ende des Stammes oder eines Zweiges einer grünbelaubten Pflanze (z. B. Cucurbita, Tropaeolum, Ipomaea, Hedera u. v. a.) in einen undurchsichtigen Recipienten ein, während die grünen Blätter dem Licht ausgesetzt bleiben, so entwickeln sich in dem finsteren Raum die Knospen weiter, neue Blätter und Blüthen werden angelegt, und die im Finsteren entwickelten Blüthen erreichen sogar die volle Grösse und Farbenpracht, sie sind befruchtungsfähig und erzeugen Früchte und selbst keimfähige Samen auf Kosten der in den grünen Blättern am Licht assimilirten, ihnen durch den Stamm zugeführten Substanz.

Diese und zahlreiche andere Thatsachen zeigen, dass das Wachsthum, d. h. die Gestaltungsvorgänge und der damit verbundene Stoffwechsel der Pflanzenorgane von dem unmittelbaren Einfluss des Lichts nicht oder nur in untergeordneter Weise unmittelbar abhängig ist, wenn nur vorher das dazu nöthige Quantum organischer Substanz unter dem Einfluss des Lichts erzeugt worden ist.

So ist es im Grossen und Ganzen. Betrachtet man jedoch die verschiedenen einzelnen Vegetationserscheinungen, das Verhalten des Protoplasma, die Entstehung Lagerung, Thätigkeit und Zerstörung des Chlorophylls, das Wachsthum jüngerer und

älterer Theile, die auf Gewebespannung beruhenden Bewegungen u. dgl., so findet man eine lange Reihe mannigfach verschiedener Beziehungen, die um so mehr einer gesonderten Betrachtung bedürfen, als die im weissen Tageslicht gemengten Strahlen von verschiedener Brechbarkeit ganz specifische Einwirkungen auf die Vegetation erkennen lassen, derart, dass gewisse Functionen nur von stark brechbaren, andere nur oder vorwiegend von den schwächer brechbaren Strahlen hervorgerufen werden; dazu kommt, dass die Wirkungen, wie bei der Temperatur, auch dem Grade nach verschieden sind, wenn die Intensität der Strahlen bestimmter Brechbarkeit gradweise sich ändert; und endlich ist zu beachten, dass das Licht nur insofern auf die Functionen der Pflanze einwirkt, als die Strahlen desselben in die Organe eindringen, wobei sie aber in ihrer Intensität und zum Theil selbst in ihrer Brechbarkeit verändert werden. — Diese Verhältnisse müssen daher bei jeder Untersuchung und Betrachtung der Lichtwirkungen beachtet werden. Versucht man es, das darüber bis jetzt Bekannte in allgemeine Sätze zu formuliren, so ergiebt sich etwa Folgendes:

1) Wirkung verschieden brechbarer Strahlen. Die in dem weissen Sonnenlicht gemengten Strahlen verschiedener Brechbarkeit, die unserem Auge als verschiedenfarbige Bänder des Spectrums erscheinen, vertheilen ihre physiologische Wirkung auf die Vegetationsvorgänge in der Weise, dass chemische Vorgänge, sofern sie überhaupt vom Licht abhängen, vorwiegend oder allein durch Strahlen mittlerer und niederer Brechbarkeit (welche dem Auge als roth, orange, gelb, grün) erscheinen, hervorgerufen werden; so das Ergrünen des Chlorophylls, die Zersetzung der Kohlensäure und Bildung von Stärke (oder Zucker, Fett) in Chlorophyll.

Dagegen bewirken die stark brechbaren Strahlen (die dem Auge als blau, violett erscheinen und die ultravioletten, nicht mehr sichtbaren) vorwiegend oder allein die mechanischen Veränderungen, sofern diese überhaupt vom Licht abhängen: diese Strahlen sind es, welche die Geschwindigkeit des Wachsthums beeinflussen, die Bewegungen des Protoplasma verändern, den Schwärmsporen eine bestimmte Bewegungsrichtung aufnöthigen, die Gewebespannung in den Bewegungsorganen vieler Blätter und somit deren Stellung verändern.

Diese beiden Sätze, durch sorgfältige Beobachtungen gewonnen, widersprechen nur scheinbar der in der Chemie und Physik gang und gäbe gewordenen Eintheilung der Strahlen in sogenannte chemisch wirksame, worunter man die stark brechbaren (blauen, violetten, ultravioletten) versteht, und in chemisch unthätige oder doch minder wirksame, zu denen die wenig brechbaren (die rothen, orangen, gelben, zum Theil die grünen) gerechnet werden. Diese Eintheilung wurde früher getroffen, weil Silbersalze, Chlorknallgas und andere unorganische Verbindungen von jenen sehr lebhaft verändert, von diesen kaum angegriffen werden. Wenn sich nun aber zeigt, dass die organisch-chemischen Vorgänge in der Pflanze gerade von den letzteren allein oder vorwiegend hervorgerufen werden, so ergiebt sich also, dass jene Eintheilung in chemische und nicht chemische Strahlen auf unvollkommener Induction beruhte, und dass vielmehr der Satz auszusprechen ist: es werden chemische Vorgänge (wenn sie überhaupt vom Licht ab-

hängen von Strahlen verschiedener Brechbarkeit hervorgerufen, je nach der specifischen Art des chemischen Processes. Was nun die mechanischen Wirkungen der stark brechbaren Strahlen in der Pflanze anbetrifft, so bleibt es einstweilen ganz ungewiss, ob sie nicht zunächst durch chemische Veränderungen, die das Licht hervorruft, eingeleitet werden; jedenfalls machen sich die Wirkungen für den Beobachter nur durch mechanische Effekte (Bewegungen, Spannungen) bemerklich, was für die obige Eintheilung maassgebend ist.

Wenn man das Sonnenlicht durch hinreichend dicke Schichten der Lösungen von doppeltchromsaurem Kali und Kupferoxydammoniak hindurchgehen lässt[1]), erhält man hinter der ersteren ein Lichtgemenge, welches nur aus der minder brechbaren Hälfte des Spectrums (Roth, Orange, Gelb, zum Theil Grün) besteht, während die blaue Lösung neben etwas Grün, nur Blau, Violett und Ultraviolett durchlässt. Das Sonnenlicht ist also durch die Absorption der beiden Flüssigkeiten in zwei Hälften der Art getheilt, dass das Spectrum des Lichts hinter der gelbrothen Lösung vom Roth bis zum Grün, das der blauen vom Grün bis Ultraviolett incl. reicht. Hinter diesen Flüssigkeiten wurden Pflanzen aufgestellt, welche (vor jedem anderen Licht geschützt) Kohlensäure zersetzten, wuchsen und heliotropische Krümmungen machten; gleichzeitig konnten neben den betreffenden Pflanzen Stücke sehr empfindlichen photographischen Papiers exponirt werden. Es zeigte sich nun, dass das Gemenge von minder brechbaren Lichtstrahlen (hinter dem Kali bichromat.) die chemischen Vorgänge der Kohlensäurezersetzung, des Ergrünens und der Entfärbung des Chlorophylls fast ebenso energisch hervorrief, wie das weisse Tageslicht, während dieses rothgelb erscheinende Lichtgemenge nur sehr geringe Wirkung auf das photographische Papier ausübte; das Wachsthum der Keimpflanzen dagegen verhielt sich in diesem Licht ähnlich wie im Finstern, obgleich der chemische Process des Ergrünens der Blätter stattfand. Umgekehrt war das gemischt blaue Licht hinter der Kupferoxydammoniaklösung sehr wenig wirksam bei dem chemischen Process der Kohlensäurezersetzung, obgleich photographisches Papier sehr energisch und rasch gebräunt wurde; dafür aber war das Wachsthum der Keimpflanzen in diesem Licht dem im weissen Licht ähnlicher, und die mechanische Wirkung der heliotropischen Krümmung wurde mit grosser Energie zur Geltung gebracht. Zahlreiche Beobachtungen haben seitdem das früher gewonnene Resultat bestätigt und erweitert[2]). (Specielleres siehe unter B.)

2) **Abstufungen der Licht-Wirkungen auf die Pflanze nach der Intensität des Lichts**[3]). Dass sich, wie mit der Höhe der Temperatur, auch bei dem Licht die Wirkungen auf die Pflanzen gradweise ändern, wenn die Intensität des überhaupt wirksamen Lichts sich ändert, unterliegt keinem Zweifel und

1) Sachs: Botan. Zeitg. 1864, p. 253 ff., wo auch die Arbeiten der Vorgänger ausführlich referirt sind.

2) Die auf gänzlicher Verwirrung und Vermengung der Begriffe Lichtintensität (objectiv), Helligkeit (subjectiv für das menschliche Auge), Brechbarkeit (einer objectiven) und Farbe des Lichts (einer subjectiven Eigenschaft) beruhenden Einwürfe Prillieux's gegen die hier aufgestellten Sätze habe ich im 2. Heft der »Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg« 1872 zurückgewiesen.

3) Ueber den hier zu beachtenden Unterschied von objectiver Intensität des Lichtes und seiner Helligkeit für unser Auge vergl. die eben cit. Arbeit und die dort genannte Literatur.

fällt bei pflanzenphysiologischen Beobachtungen von selbst auf. Genauere Untersuchungen jedoch liegen darüber noch kaum vor, und zum grossen Theil scheitert das Unternehmen gegenwärtig noch daran, dass es an Methoden fehlt, die Intensität von Lichtstrahlen bestimmter Brechbarkeit überhaupt oder doch so zu messen, dass die Messung nach festen Einheiten geschieht und eine Anwendung auf die Pflanze zulässt. Man ist, so weit es die stark brechbaren, also vorwiegend die mechanisch wirksamen Strahlen betrifft, auf die photochemische Methode von Bunsen und Roscoe[1]) angewiesen, die ihrerseits aber keine Auskunft über die wechselnde Intensität des rothen, orangen, gelben Lichts giebt und zudem mit grossen Schwierigkeiten der Anwendung bei Vegetationsversuchen verbunden ist. Bei der Photometrie der minder brechbaren Strahlen dagegen intervenirt nach den herkömmlichen Methoden überall die Empfindung des Auges, d. h. die Helligkeit, die nicht ohne Weiteres als ein wirkliches objectives Maass der Lichtintensität betrachtet werden darf, wenn auch immerhin anzunehmen ist, dass unter Umständen aus der Steigerung oder Minderung der subjectiven Helligkeit auf eine Steigerung oder Minderung der objectiven Lichtintensität geschlossen werden darf. Man ist daher bei Angabe der Beziehungen zwischen Lichtintensität und Vegetation gegenwärtig noch (mit wenigen Ausnahmen) auf die allgemeinen Ausdrücke finster, trüb, hell, blendend hell u. s. w. als Maasse angewiesen, von denen man annimmt, dass ihnen die objectiven Lichtintensitäten in dem angegebenen Sinne entsprechen. In einem Falle ist diese Relation zwischen den subjectiven Empfindungen des Auges und der Wirkung des sie veranlassenden Lichts auf die Pflanze allerdings schlagend nachgewiesen, indem Pfeffer gezeigt hat, dass die Curve der subjectiven Helligkeitsempfindung unseres Auges bei den Farben eines Sonnenspectrums fast genau zusammenfällt mit der Curve, welche die kohlensäurezersetzende Kraft derselben verschiedenen Regionen des Spectrums ausdrückt[2]). Zunächst ist die Uebereinstimmung jedoch eine rein zufällige (man vergleiche jedoch die Anmerkung[2]) auf p. 718) und darf nicht ohne Weiteres auf andere Verhältnisse übertragen werden. Wäre das zum Beobachter gelangende Sonnenlicht oder das diffuse Tageslicht immer von constanter Intensität, dann wäre es freilich leicht, die Intensität des auf die Pflanze wirkenden Lichts nach bestimmten Abstufungen willkürlich zu reguliren. Da nun das Licht glühender Körper (z. B. das Drummond'sche Licht)[3]) dieselben Strahlen enthält und ähnlich auf die Pflanzenfunctionen wirkt wie das Sonnenlicht, so wird man wohl auf diesem Wege constante Lichtquellen von bestimmter Intensität herstellen können, die man bei genaueren Versuchen dann gradweise abändern kann, um den Einfluss verschiedener Lichtintensitäten auf die Vegetation zu studiren.

Gehen wir nun zu den vorliegenden Beobachtungen über, so sind die von Wolkoff gemachten die einzigen eigentlich messenden. Mit Hilfe der von Bunsen und Roscoe[4]) ausgebildeten photometrischen Methode zeigt er zunächst, dass Intensitätsänderungen des bei dieser Methode wirksamen (stark brechbaren) Lichts

---

1) Vergl. die treffliche Arbeit Wolkoff's in Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. V, p. 1.

2) Pfeffer in Sitzungsberichten der Gesellschaft zur Beförd. der ges. Naturwiss. für Marburg 1872. 16. Mai.

3) Vergl. Hervé Mangon. Comptes rendus 1861, p. 243; Prillieux ibidem 1869, p. 408.

4) Bunsen und Roscoe: Poggend. Ann. Bd. 108.

in keinem nachweisbaren Verhältniss zur Gasabscheidung aus (Wasser-) Pflanzen steht, was von Neuem beweist, dass diese Strahlen nur äusserst wenig auf die genannte Function einwirken, so wenig, dass bei den Versuchen andere Ursachen die wahre Beziehung (siehe unten B. 1. b.) verdecken konnten. Indem er ferner eine von Tageslicht beleuchtete matte Glastafel als Lichtquelle benutzte, von welcher aus die Pflanzen (Ceratophyllum, Potamogeton, Ranunculus fluitans) innerhalb eines dunklen Raumes in verschiedenen Entfernungen das gemischte (weisse) Licht erhielten, constatirte er, dass die Gasabscheidung innerhalb gewisser Grenzen der Lichtintensität nahezu proportional ist[1]). Wahrscheinlich giebt es jedoch eine bestimmte hohe Intensität der wirksamen Strahlen, bei welcher ein Maximum von Gas abgeschieden wird, und über welche hinaus die Function wieder abnimmt oder die Pflanze beschädigt wird. Ob dieses Optimum der Lichtintensität jedoch von dem Sonnenlicht, wie es auf der Erdoberfläche erscheint, schon erreicht oder überschritten wird, lässt sich gegenwärtig nicht sagen. Bezüglich der geringsten Lichtintensität, bei welcher noch Gasabscheidung stattfindet, liegt nur die eine Angabe Boussingaults vor, dass ein Oleanderblatt unmittelbar nach Sonnenuntergang keinen Sauerstoff mehr abschied (Comptes rendus Bd. 68, p. 410).

Das Ergrünen des Chlorophylls der Mono- und Dicotylen findet nicht statt in der Finsterniss, wie man sie in wohlverschlossenen dickwandigen Holz- und Metallbehältern oder in einem fensterlosen Keller wahrnimmt: das Ergrünen beginnt aber bei einer Dunkelheit, die dem Auge das Lesen eines Buches kaum noch gestattet; steigert sich die Beleuchtung bis zur gewöhnlichen Tageshelle eines sonnigen Sommertages, so nimmt die Geschwindigkeit des Ergrünens zu, und die Färbung der Blätter wird dunkler als an weniger hellen Orten auch bei längerer Dauer. Famintzin zeigte jedoch, dass das Ergrünen etiolirter Keimpflanzen im directen Sonnenlicht langsamer erfolgt, als in diffusem Licht, bei Lepidium sativum und Zea Mais[2]).

Die zur Chlorophyllbildung noch genügende geringe Lichtintensität reicht zur Assimilation und Stärkebildung im Chlorophyll nicht hin: Pflanzen (Dahlia, Faba, Phaseolus, Cucurbita u. a.), welche unter normalen Verhältnissen im vollen Tageslicht, aber auch in dem diffusen Licht an der Hinterwand eines Zimmers im Sommer rasch ergrünen, bilden doch keine Stärke im Chlorophyll; sie thun es aber am Fenster, wo sie im besten Fall kaum die Hälfte des reflectirten Tageslichts und directen Sonnenlichts geniessen; dem entsprechend ist aber auch die Assimilation dieser Pflanzen an einem Fenster viel weniger ausgiebig als im vollen Tageslicht im Freien[3]). Eine etwas deutlichere Vorstellung giebt folgendes Versuchsresultat: je vier Pflanzen von Tropaeolum majus aus Samen erwachsen, ergaben im Finsteren und im Schatten des Zimmers nach vollendeter Keimung bei 110 °C. getrocknet ein geringeres Trockengewicht als die Samen, sie hatten nicht assimilirt und gingen nach Aufzehrung der Reservestoffe zu Grunde, obgleich sie in Zimmerschatten grüne Blätter hatten. Vier andere gleichzeitig gekeimte Pflanzen derselben Art wuchsen drei Monate lang fort, während sie täglich nur

1) Man vergl. auch Pfeffer: 1. Heft der Arb. des botan. Inst. Würzburg, p. 41.
2) Famintzin: Melanges biologiques Petersbourg. T. VI, p. 94 (1866).
3) Sachs: Botan. Zeitg. 1862, No. 47 und 1864, p. 289 ff.

7 Stunden lang das diffuse Himmelslicht an einem Westfenster Vormittags bekamen; sie erzeugten beinahe 5 Gramm Trockensubstanz; vier andere Pflanzen, welche täglich von 1 Uhr nach Mittag bis zum folgenden Morgen am Westfenster standen und dort nach Mittag meist von Sonnenschein getroffen wurden, assimilirten ebenfalls nur 5 Gramm an Trockensubstanz, während in derselben Zeit vier andere Pflanzen, welche Tag und Nacht am Westfenster standen, beinahe 20 Gramm Trockensubstanz erzeugten [1]. — Dass im diffusen Tageslicht am Fenster eines Zimmers in chlorophyllhaltigen Zellen Kohlensäure zersetzt wird, folgt ohne Weiteres aus der Gewichtszunahme der obigen Pflanzen, aber auch dass dies nur mit geringer Ausgiebigkeit geschieht. Dasselbe zeigt die Beobachtung, dass Vallisneria spiralis und Udora canadensis von einem ziemlich kleinen Theil des nördlichen Himmels am hellen Tage beleuchtet, Gasblasen abscheidet; die Blasenentwickelung wird aber im directen Sonnenlicht viel energischer. Bei den meisten im vollen Tageslicht wachsenden Pflanzen, zumal unseren Culturpflanzen wird die Gewichtszunahme durch Assimilation sehr verringert, wenn sie an einem Fenster erzogen werden; im Innern eines Zimmers pflegen sie endlich bei mangelhafter Assimilation sich durch ihr eigenes Wachsthum zu erschöpfen: jene reicht nicht hin, die dabei und durch Athmung verbrauchten Stoffe zu ersetzen, die Pflanzen verkümmern endlich. Dagegen gehen viele an tiefen Schatten gewöhnte Moose und Waldpflanzen verschiedener Art (z. B. Oxalis Acetosella) zu Grunde wenn sie dem vollen Tageslicht ausgesetzt bleiben; ob hier aber die Lichtintensität oder die Transpiration zu gross ist, und welche von beiden direct schädlich wirkt, ist nicht entschieden. Stengelglieder, welche in tiefer Finsterniss enorme Längen erreichen, bleiben im Schatten eines Zimmers schon merklich kürzer, noch geringer ist ihre Verlängerung an einem Fenster, am geringsten bei vollem Licht im Freien. Umgekehrt ist es bei den Laubblättern der Dicotylen und Farne; im Finstern oft winzig klein, werden sie im tiefen Schatten schon bedeutend grösser, noch mehr an einem hellen Fenster: hier scheinen sie bei manchen Pflanzen sogar ein Maximum ihres Flächenwachsthums zu erreichen, da sie im Freien kleiner bleiben (Phaseolus, Begonia u. a.)[2].

3) Eindringen der Lichtstrahlen in die Pflanze. Bei Beantwortung mancher Fragen, welche die Abhängigkeit bestimmter Vegetationserscheinungen vom Licht betreffen, kann es von besonderem Interesse sein, zu wissen, wie tief überhaupt Strahlen gegebener Brechbarkeit in das Gewebe eines gegebenen Pflanzentheils eindringen, und mit welcher Intensität die verschiedenen Elemente des Tageslichts in bestimmten inneren Gewebeschichten auftreten. Abgesehen von den unterirdischen Pflanzentheilen, den mit Borke umhüllten Stämmen, den in dichten grossen Blattknospen eingeschlossenen jungen Organen u. dgl., die

---

1) Sachs: Exper. Physiol. 1865, p. 21; es ist jedoch zu beachten, dass, je kürzer in diesen Fällen die Beleuchtung dauerte, desto länger die Verfinsterung der Pflanzen war, wo sie durch Athmung einen Theil der assimilirten Substanz wieder verloren.

2) Die von Famintzin (mélanges biologiques, Pétersbourg 1866. T. VI, p. 73) gemachte Angabe, dass sich die beweglichen Algen, Chlamydomonas pulvisculus, Euglena viridis und Oscillatoria insignis ebenso vom directen Sonnenlicht, wie von tiefem Schatten hinweg dem Licht mittlerer Intensität zuwenden, wird von Schmidt (weiter unten citirt) entschieden in Abrede gestellt; er fand, dass sie sich immer dem Licht grösserer Intensität, auch directem Sonnenlicht, zuwenden. Die Beobachtungsmethoden beider Autoren waren indess sehr unvollkommen.

sich in tiefer Finsterniss befinden, sind die assimilirenden und wachsenden Organe durchleuchtet. Je tiefer das Licht eindringt, desto mehr verliert es an Intensität durch Absorptionen, Reflexionen und Zerstreuung. Dieser Verlust trifft jedoch die verschiedenen Elemente des weissen Lichts in sehr verschiedenem Grade, wie meine 1859 gemachten Untersuchungen [1], bis jetzt die einzigen auf diesem Gebiet, zeigen. Im Allgemeinen werden die am stärksten brechbaren Strahlen schon in den oberflächlichen Gewebeschichten fast vollständig absorbirt, während das rothe Licht am tiefsten in die Gewebe eindringt; von den verschiedenen Gewebeschichten eines Apfels, einer Kürbisfrucht, eines dicken saftigen Stengels u. dgl. empfängt nur die äusserste, abgesehen von der Spiegelung an der Oberfläche, das unveränderte, auffallende Licht, jede tiefere Schicht wird von einem minder intensiven und von einem anders zusammengesetzten Lichtgemenge als jede vorhergehende durchleuchtet. Diese Veränderung des in die Tiefe des Gewebes eindringenden Lichts wird vorzugsweise durch Farbstoffe, zumal das Chlorophyll, herbeigeführt, welche bestimmte Strahlengruppen besonders stark absorbiren, andere durchlassen und zudem durch Fluorescenz Lichtstrahlen erzeugen, die im auffallenden Licht gar nicht enthalten waren. In welchen Beziehungen jedoch diese Veränderungen des Lichts in den Geweben zu den durch dasselbe hervorgerufenen Functionen stehen, ist bis jetzt nicht genauer bekannt, nicht einmal bezüglich des Chlorophylls, auf welches wir im Anhang zum § 8 zurückkommen. Das eben Gesagte soll den Anfänger überhaupt nur auf die Sache aufmerksam machen: genauere Untersuchungen darüber müssen bei Bearbeitung bestimmter hier einschlägiger Fragen gemacht werden.

*B. Specielles.*

2) Chemische Wirkung des Lichts in Pflanzen. a) Chlorophyllbildung [2]. Bei der Entstehung der Chlorophyllkörner differenzirt sich das Protoplasma in einen farblosen, zusammenhängenden Theil, der den eigentlichen, beweglichen Zellenleib (Protoplasmakörper der Zelle) darstellt, und in kleinere, discrete, sich grünfärbende Portionen, die jenem farblosen eingelagert bleiben, die Chlorophyllkörner. Dieser Vorgang ist, soweit es sich um die Gestaltung der sich differenzirenden Massen handelt, vom Licht unabhängig, wenigstens bei den Phanerogamen, wo in den Zellen der Laubblätter auch im Finstern die Chlorophyllkörner entstehen. Der chemische Process dagegen, durch welchen der grüne Farbstoff zu Stande kommt, steht in einer verwickelten Beziehung zum Licht. In den Cotyledonen der Coniferen und in den Laubblättern der Farne bildet sich nämlich der grüne Farbstoff (vorausgesetzt, dass die Temperatur hinreichend hoch ist) auch in tiefer Finsterniss sowie unter Lichteinfluss [3]. Bei den

1) Sachs: Ueber die Durchleuchtung der Pflanzentheile. Sitzungsberichte der Wiener Akademie 1860. XLIII und Handbuch der Exper.-Physiol. 1866, p. 6.

2) Sachs: bot. Zeitg. 1862, p. 365 und Exper.-Physiol., p. 318. — Sachs: Flora 1862, p. 213 und 1864, No. 32. — Mohl: Bot. Zeitg. 1861, p. 238. — Böhm: Sitzungsber. der Wiener Akademie. Bd. IL. — Sachs: Exper.-Physiol. p. 10. — Man vergl. auch § 6 des vorliegenden Werkes, Buch I.

3) P. Schmidt (Ueber einige Wirkungen des Lichts auf Pflanzen, Dissertation, Breslau 1870) glaubt (p. 22), diese Thatsache wenigstens theilweise bestreiten zu dürfen; seine Versuche beweisen aber nur, dass das im Finstern entstandene Chlorophyll bei langer Dauer der

Mono- und Dicotylen dagegen bleiben die im Finstern entstandenen Chlorophyllkörner gelb, sie ergrünen aber, sobald sie einem auch nur wenig intensiven Licht ausgesetzt werden; wenn nämlich auch die Temperatur hoch genug ist; und je mehr sich, wie ich gezeigt habe, die Temperatur einem bestimmten Maximum nähert (25—30° C.), desto rascher ergrünt das Chlorophyll der Angiospermen am Licht. Vorausgesetzt also, dass die Temperatur günstig ist, bedarf das Chlorophyll der Coniferenkeime und Farnblätter zum Ergrünen des Lichts nicht, das der Angiospermen bedarf des Lichts, bei zu niedriger Temperatur unterbleibt das Ergrünen in beiden Fällen (vergl. § 7). Hier ist übrigens noch zu erwähnen, dass auch das unterirdische Protonema der Laubmoose Chlorophyll, wenn auch meist nur wenig, enthält.

Nach den vorliegenden Beobachtungen ist anzunehmen, dass alle sichtbaren Regionen des Sonnenspectrums das Ergrünen der étiolirten Chlorophyllkörner der Angiospermen bewirken können, dass aber die dem Auge gelb erscheinenden Strahlen und die beiderseits benachbarten die wirksamsten sind, ähnlich wie bei der Sauerstoffabscheidung aus chlorophyllhaltigen Zellen[1].

b) Die Zersetzung der Kohlensäure in chlorophyllhaltigen Zellen, auf welcher die Assimilation der Pflanzen beruht, und welche sich durch Abscheidung eines dem aufgenommenen Kohlensäurevolumen nahezu gleichen Sauerstoffvolumens äusserlich bemerklich macht, wird bei günstiger Temperatur (p. 699) durch Lichtstrahlen hervorgerufen. Bei submersen Wasserpflanzen tritt das Gas (immer gemengt mit mehr oder weniger Stickgas) aus Wunden, zumal Querschnitten des Stengels in Form von Blasen hervor, deren Geschwindigkeit, d. h. Zahl in der Zeiteinheit, bei constanter Grösse, wie ich und Pfeffer gezeigt haben, selbst für feinere Messungen als Maass benutzt werden kann. Bei Beobachtungen mit Landpflanzen ist es dagegen nöthig, die Blätter in Glasrecipienten (mit kohlensäurehaltiger Luft) von geeigneter Form und Grösse dem Licht auszusetzen und das Gasgemenge eudiometrisch zu messen.

Die zur Sauerstoffabscheidung nöthige geringste Intensität des Lichts ist, nach dem subjectiven Maass der Helligkeit desselben für unsere Augen beurtheilt, eine ziemlich beträchtliche (vergl. A. 2 am Schluss); sie findet jedenfalls schon mit bedeutender Energie im diffusen Tageslicht statt, auch wenn dieses nur von einem kleinen Theil des Himmels zurückgestrahlt wird; scheint aber im directen Sonnenlicht viel stärker.

Die specifische Wirkung der verschieden brechbaren Elemente des Sonnenlichts auf die Sauerstoffabscheidung, oder was dasselbe bedeutet, der einzelnen farbigen Streifen des Sonnenspectrums wurde früher von Draper und in neuester Zeit wiederholt von Pfeffer genauer untersucht[2]. Die Beobachtungen wurden theils mit Hilfe des Sonnenspectrums, theils hinter farbigen Lösungen, welche

---

Finsterniss und bei sehr hoher Temperatur (bis 27° R. = 33,7° C.) wieder zerstört wird, wie es auch bei anderen Pflanzen geschieht.

1) Vergl. besonders Guillemin: Ann. des sc. nat. 1857. VII, p. 160.

2) Draper: Ann. de chimie et de physique 1844, p. 214 ff. — Pfeffer: »Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg«. 1. Heft p. 48 (wo auch die gesammte übrige Literatur angegeben ist), ferner Pfeffer in Sitzungsber. der Gesellsch. zur Beförderung der gesammt. Naturwiss. zu Marburg 1872, 16. Mai und bot. Zeitg. 1872, No. 23 ff., wo auch die Arbeit Muller's (botan. Untersuchungen, 1. Heft. Heidelberg 1871) ihre Beleuchtung findet.

Licht von bestimmter Brechbarkeit durchliessen, gemacht, die Gasabscheidung theils eudiometrisch, theils durch Blasenzählungen bestimmt.

Pfeffer zeigt zunächst, »dass jeder Spectralfarbe eine specifisch quantitative Wirkung auf die Assimilationsfähigkeit zukommt, die unverändert bleibt, gleichviel ob die betreffenden Strahlen isolirt, oder mit einigen oder mit allen anderen Strahlen des Spectrums combinirt auf chlorophyllhaltige Pflanzentheile einwirken.«

Aus Draper's, meinen oben citirten und Pfeffer's Beobachtungen ging ferner der Satz hervor: »Nur die für unser Auge sichtbaren Strahlen des Spectrums vermögen die Zersetzung der Kohlensäure anzuregen, und zwar leisten bei diesem Process die (dem Auge) am hellsten erscheinenden, die gelben Strahlen, allein fast so viel, als alle übrigen Strahlen zusammengenommen. Die am stärksten brechbaren und auf Chlorsilber u. s. w. sehr energisch einwirkenden Strahlen des sichtbaren Spectrums haben für die Assimilation eine nur sehr untergeordnete Bedeutung.«

Draper brachte in verschiedene Zonen eines mittels Heliostaten und Krystallprisma entworfenen Spectrums mit kohlensäurehaltigem Wasser gefüllte Glasröhren, in welchen grüne Pflanzentheile sich befanden; sieben solcher Röhren wurden in einer Wasserwanne gleichzeitig der Einwirkung der verschiedenen Regionen des Spectrums exponirt. Die folgende Tabelle enthält das Ergebniss zweier derartiger Versuche.

| Theile des Spectrums | Entbundenes Gas. Versuch I. | Entbundenes Gas. Versuch II. |
|---|---|---|
| Dunkelroth | 0,33 | 0,0 |
| Roth–Orange | 20,00 | 24,75 |
| Gelb–Grün | 36,00 | 43,75 |
| Grün–Blau | 0,10 | 4,10 |
| Blau | 0,0 | 1,00 |
| Indigo | 0,0 | 0,0 |
| Violett | 0,0 | 0,0 |

Pfeffer experimente vorwiegend mit Blättern von Prunus Laurocerasus und Nerium Oleander, die sich in kohlensäurehaltiger Luft (mit Quecksilber abgesperrt) innerhalb geeigneter Glasrecipienten befanden und das durch farbige Lösungen gegangene (spectroskopisch geprüfte) Sonnenlicht erhielten. Aus 64 Versuchen ergiebt sich folgendes Resultat: wird die Gasabscheidung in dem durch eine Wasserschicht von gleicher Dicke (wie sie die farbigen Lösungen besassen) gegangenen Licht = 100 gesetzt, so sind die angegebenen Zahlen die entsprechenden Quantitäten zersetzter Kohlensäure in Licht, welches durch die genannten Lösungen gegangen ist.

| Lösung. | Durchgegangenes Licht. | Zersetzte Kohlensäure. |
|---|---|---|
| Chroms. Kali | r, o, g, gr. | 88,6 |
| Kupferoxydamm. | gr. bl. v. | 7,6 |
| Orsellin | r, o–gr, bl, v. | 53,9 |
| Anilinviolett | r, o–bl. v. | 38,9 |
| Anilinroth | r, o. | 32,1 |
| Chlorophyll | r–o, g, gr. | 15,9 |
| Jodlösung | ganz dunkel | (14,1 Kohlensäure gebildet). |

Aus der Vergleichung dieser Zahlenwerthe leitete Pfeffer die Zersetzungswirkung für folgende Regionen des Spectrums ab, wobei ebenfalls die Wirkung im weissen Licht (Gesammtlicht) = 100 gesetzt ist:

| | |
|---|---|
| für Roth-Orange . . . . . | 32,1 |
| Gelb. . . . . . . . . . | 46,1 |
| Grün . . . . . . . . . | 15,0 |
| Blau-violett . . . . . | 7,6 |
| Summa | 100,8 |

woraus zugleich der oben angeführte erste Satz von Pfeffer hervorgeht.

Werden diese Werthe als Ordinaten auf dem die Abscissenlinie darstellenden Sonnenspectrum aufgerichtet, so ergiebt sich, wie die Fig. 475 zeigt, dass die

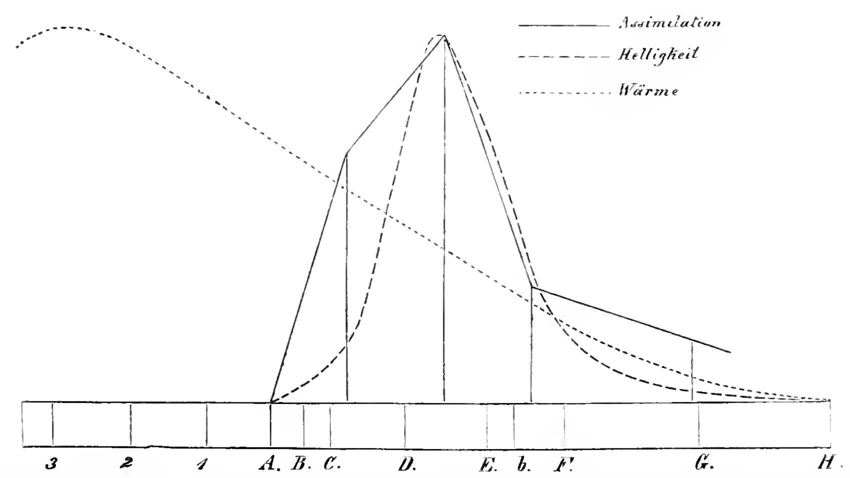



Fig. 475. Graphische Darstellung der Wirkungen verschieden brechbarer Strahlen auf die Sauerstoffabscheidung, verglichen mit ihrer Wirkung auf das Auge und ihrer erwärmenden Kraft; das Sonnenspectrum *A—H* dient als Abscissenlinie, auf welcher an den betreffenden Stellen die Zahlenwerthe der dreierlei Wirkungen als Ordinaten aufgetragen sind, wodurch die drei Curven entstehen, deren Bedeutung rechts oben in der Fig. erklärt ist.

Curve der gasabscheidenden Lichtwirkungen mit der Curve der subjectiven Helligkeitsgrade derselben Spectralregionen der Hauptsache nach übereinstimmt, dagegen mit der Curve für Wärmewirkung des Lichts nicht zusammenfällt.

Nachdem Pfeffer noch gezeigt hatte, dass die von mir zuerst angewandte Methode, die Lichtwirkungen bei Wasserpflanzen nach der Zahl der in der Zeiteinheit austretenden Gasblasen zu messen, im Wesentlichen dieselben Resultate ergiebt, wie die volummetrische Bestimmung der Gase, dass nur die Werthe etwas zu gross und zwar relativ um so grösser gefunden werden, je geringer die Gasabscheidung ist, wandte er diese Methode dazu an, die Sauerstoffabscheidung einer kleinen Wasserpflanze (Udora canadensis) in 13 Millim. breiten Regionen eines sehr intensiven, 23 Ctm. langen Sonnenspectrums zu untersuchen. Es war dadurch der Vortheil gegeben, dieselbe Pflanze in sehr kurzen Zeitabschnitten unmittelbar nach einander in allen Regionen des Spectrums bezüglich der Gasabscheidung zu prüfen und so verschiedene Beobachtungsfehler zu vermeiden, die bei gasometrischen Bestimmungen nothwendig mit unterlaufen oder doch schwer

zu beseitigen sind. Aus zahlreichen auf diese Weise gewonnenen Zahlenreihen ergeben sich folgende mittlere Zersetzungswerthe für die verschiedenen Regionen des Sonnenspectrums:

| | |
|---|---|
| Roth . . . . . | 25,4 |
| Orange . . . . | 63,0 |
| Gelb . . . . . | 100,0 |
| Grün . . . . . | 37,2 |
| Blau . . . . . | 22,1 |
| Indigo . . . . | 13,5 |
| Violett . . . . | 7,1 |

Beachtet man hiebei den obengenannten kleinen Fehler der Gasblasenzählung, so ergiebt sich, dass die Curve der Sauerstoffabscheidung bei Pflanzen mit der Helligkeit des Lichts für das Auge noch viel genauer übereinstimmt, als in der Fig. 475, die nur aus wenigen, mühsam gewonnen Daten hergestellt ist[1].

Da die übrigens bequeme Vergleichung der Helligkeitscurve mit der der Sauerstoffabscheidung die Aufmerksamkeit auf eine unrechte Bahn leitet und vielfach zu irrthümlichen Auffassungen geführt hat, so erschien es mir bereits in der 3. Aufl. dieses Buchs zweckmässig, das Abhängigkeitsverhältniss, um das es sich hier allein handelt, in angemessener Form folgendermaassen auszudrücken: Die durch das Chlorophyll vermittelte Sauerstoffabscheidung ist eine Function der Wellenlänge des Lichts der Art, dass nur Licht von Wellenlängen, welche nicht viel grösser als 0,0006866 Mm. und nicht viel kleiner als 0,0003968 Mm. sind, die Sauerstoffabscheidung bewirkt. Von beiden Extremen ausgehend steigt die Wirkung des Lichts auf die Sauerstoffabscheidung, wenn seine Wellenlänge sich dem Werthe 0,0005889 nähert, wo das Maximum der Wirkung liegt. Oder auch indem wir die mittleren Wellenlängen der farbigen Spectralregionen in Hunderttausendteln von Millim. gemessen zu Grunde legen: die Sauerstoffabscheidung wird von Lichtwellen bewirkt, deren geringste Länge mit circa 39 beginnt; sie steigert sich, wenn diese bis circa 59 steigt, und nimmt wieder ab, wenn die Wellenlänge noch weiter steigt, um bei einer Länge über 68 fast Null zu werden. Man sieht nun sofort, dass hier ein ähnliches Verhalten vorliegt, wie bei der Abhängigkeit der Vegetation von der Temperatur, indem wir auch dort (p. 700) fanden, dass die Functionen zuerst mit steigender Temperatur steigen, bei einer bestimmten Temperatur ein Maximum erreichen und bei noch weiterer Steigerung der Temperatur wieder abnehmen[2].

Ueber den Einfluss des prozentischen Kohlensäuregehalts der Luft auf die Ausgiebigkeit der Zersetzung dieses Gases und der entsprechenden Sauerstoffabscheidung kam Godlewski durch eine lange Reihe eudiometrischer

1) Die nach seinen neueren Untersuchungen berichtigte Curve hat Pfeffer in »den landwirthschaftl. Jahrbüchern«, herausgegeb. von Nathusius und Thiel, Bd. III, Heft I (Berlin 1874) dargestellt.

2) Demselben Abhängigkeitsgesetze unterliegt offenbar auch die Helligkeitsempfindung des Auges, und darin liegt die Ursache, dass die Helligkeitscurve des Lichts mit der der Sauerstoffabscheidung ähnlich verläuft.

Untersuchungen zu folgenden Resultaten[1]: Die Zunahme des Kohlensäuregehalts der Luft bis zu einer gewissen Grenze (Optimum) begünstigt die Sauerstoffabscheidung, über diese Grenze hinaus wirkt sie aber mehr oder weniger schädlich; dieses Optimum liegt für verschiedene Pflanzen verschieden hoch, für Glyceria spectabilis an hellen Tagen etwa zwischen 8—10%, für Typha latifolia zwischen 5 und 7%, für Oleander wahrscheinlich noch etwas tiefer. Die Begünstigung der Sauerstoffabscheidung durch eine gewisse Zunahme an Kohlensäuregehalt der Luft unterhalb des Optimums ist viel grösser als die Hemmung derselben durch eine ähnliche Zunahme oberhalb des Optimums. Je stärker die Lichtintensität ist, desto mehr wird die Sauerstoffabscheidung durch die Zunahme des Kohlensäuregehaltes bis zum Optimum begünstigt, und bei Ueberschreitung des Optimums desto weniger gehemmt; daraus folgt, dass der Einfluss der Lichtintensität auf die Sauerstoffabscheidung um so grösser ist, je mehr Kohlensäure der Luft beigemengt ist.

c) Stärkebildung im Chlorophyll[2]. Die im Finstern entstandenen gelben Chlorophyllkörner sind klein, nach ihrem Ergrünen am Licht vergrössern sie sich bedeutend, der Umfangszunahme ihrer Mutterzellen entsprechend; erst nach dem Ergrünen und bei fortgesetzter Einwirkung intensiveren Lichts, also wenn die Bedingungen der Assimilation hergestellt sind, beginnt in den Chlorophyllkörpern die Bildung der (p. 48) erwähnten Amylumeinschlüsse. Werden diese Zellen, deren Chlorophyll am Licht bereits Stärke erzeugt hat, dem Licht wieder entzogen, so löst sich die Stärke zunächst wieder auf, sie verschwindet aus den Chlorophyllkörnern vollständig und um so rascher, je höher die Temperatur ist. Wird das Licht darauf wieder zugelassen, so entsteht von Neuem Stärke in denselben Chlorophyllkörpern, wo sie zuerst entstanden und dann verschwunden war: die Stärkebildung im Chlorophyll ist also eine Function des beleuchteten, die Auflösung der Stärke eine Function des nicht beleuchteten Chlorophylls. Bei länger fortgesetzter Verfinsterung oder Verdunkelung wird gewöhnlich auch das Chlorophyll selbst zerstört: zunächst deformirt, dann aufgelöst, endlich verschwindet es sammt dem farblosen Protoplasma aus den Zellen, bei den Blättern rasch wachsender Angiospermen nach einigen Tagen bei höherer Sommertemperatur; langsam wachsende Cactusstämme und die Sprosse der Selaginellen dagegen bleiben im Finstern selbst Monate lang grün.

Die Auflösung und Wiederbildung der Stärke im Chlorophyll, die ich zuerst an Phanerogamenblättern nachgewiesen habe, lässt sich viel leichter bei einfach gebauten Algen, wie Spirogyra wiederholen, die man daher zu Beantwortung specieller hier einschlägiger Fragen bequem benutzen kann. Nachdem ich gezeigt hatte, dass die Stärkebildung im Chlorophyll von den Bedingungen der Assimilation abhängt, und dass die Hauptbedingung der letzteren, die Sauerstoffabscheidung, in dem durch doppeltchromsaures Kali gegangenen (aus Roth, Orange, Gelb, zum Theil Grün bestehenden) Licht mit grosser Energie bewirkt wird, während die stärker brechbare Hälfte des Spectrums, das durch Kupferoxydammoniak gegangene Licht (etwas Grün, Blau, Violett, Ultraviolett) nur äusserst geringe Wirkung übt, lag die Folgerung sehr nahe, dass die Stärkebildung in dem erstgenann-

1) Godlewski in »Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg«, III. Heft, 1873, p. 369.

2) Sachs: »Ueber die Auflösung und Wiederbildung des Amylums in den Chlorophyllkörnern bei wechselnder Beleuchtung«, bot. Zeitg. 1864, p. 289.

ten Strahlengemenge ähnlich wie im vollen Sonnenlicht, im zweiten Strahlengemenge dagegen in sehr geringem Grade stattfinden müsse. Diese Folgerung wurde von Famintzin[1] insofern experimentell zum Theil bestätigt, als er fand, dass die Stärkebildung im Chlorophyll der Spirogyren nur in dem gemischten gelben Licht (hinter Kalibichromat) erfolgt, nicht aber in dem gemischten blauen (hinter Cu. ox. amm.), in welchem die schon gebildete Stärke nach ihm sogar verschwindet. Da jedoch in dem gemischten blauen Licht noch eine geringe Sauerstoffabscheidung stattfindet, so konnte man in demselben auch noch eine geringe Stärkebildung vermuthen. Die Versuche von Kraus[2]) mit Spirogyra, Funaria, Elodea bestätigen dies. Er fand ausserdem, dass im Finstern stärkefrei gewordene Spirogyren im directen Sonnenlicht schon nach 5 Minuten, im diffusen Tageslicht nach 2 Stunden Stärkebildung im Chlorophyll erkennen lassen: ebenso erzeugte Funaria in directem Sonnenlicht binnen 2 Stunden, in diffusem Licht in 6 Stunden nachweisbare Stärkemengen, und ähnlich verhielten sich die Blätter von Elodea, Lepidium, Betula.

Entsprechend der von mir aufgestellten Theorie, dass die unter Lichteinfluss in den Chlorophyllkörnern entstehende Stärke das erste Assimilationsproduct ist, welches durch Zersetzung der Kohlensäure gewonnen wird, fand Godlewski (Flora 1873, p. 383) durch ebenso einfache als sinnreiche Versuche, dass in einer Atmosphäre, welche keine Kohlensäure enthält, auch keine Stärke in den Chlorophyllkörnern am Licht erzeugt wird. Ebenso fand er, dass die im Chlorophyll entstandene Stärke nicht blos im Finsteren sondern auch bei intensivem Licht verschwindet, wenn die umgebende Luft keine Kohlensäure enthält. Man darf daher annehmen, dass die zu irgend einer Zeit im Chlorophyll enthaltene Stärke nur der noch nicht aufgelöste Ueberschuss der ganzen durch Assimilation gewonnenen Stärke ist. Von ganz besonderem Gewicht sind aber seine Versuche, welche in Uebereinstimmung mit seinen eudiometrischen Untersuchungen (s. oben) zeigen, dass eine Steigerung des Kohlensäuregehaltes der Luft bis auf 8% bei intensivem Licht, eine 4—5 Mal schnellere Stärkebildung bewirkt, während in diffusem Licht die Wirkung viel geringer ist; sehr grosse Kohlensäuremengen in der Luft hindern dagegen die Stärkebildung um so mehr, je geringer die Lichtintensität ist. Godlewski's Resultate widerlegen zugleich Böhm's Annahme, (Sitzungsber. der Wiener Akad. 6. März 1873), wonach die im Chlorophyll enthaltene Stärke nicht ein Assimilationsproduct sein soll, eine Annahme, die übrigens schon durch meine ersten Mittheilungen über diese Frage hinreichend entkräftet war. Godlewski's Versuche wurden mit den Cotyledonen der Keimpflanzen von Raphanus sativus gemacht.

2) Mechanische Wirkungen. d) Der Einfluss des Lichts auf die Bewegung des Protoplasma ist je nach der Natur der letztereren verschieden. Diejenigen Protoplasmabewegungen, welche die Neubildung von Zellen vermitteln, sind vom Licht im Allgemeinen unmittelbar unabhängig (vergl. unter e), da sie in der grossen Mehrzahl der Fälle im Dunkeln oder in tiefster Finsterniss stattfinden. Die »strömende Bewegung« des Protoplasma in älteren Zellen (die Rotation und Circulation) findet ebenso in dauernder Finsterniss, wie bei dem

1) Famintzin: Wirkung des Lichts auf Spirogyra. Mélanges biologiques. Pétersbourg 1865. December. T. V und 1867, p. 277.

2) Kraus: Jahrb. f. wiss. Bot. VII, p. 511

täglichen Wechsel von Tageslicht und Nacht statt; sie findet sich selbst in den Haaren étiolirter, im Finstern neugebildeter Sprosse [1]. Ob in solchen Fällen die Geschwindigkeit und Richtung der Bewegung, die Vertheilungsweise der Stromfäden, die Ansammlung des Protoplasma an bestimmten Stellen in der Zelle von der Richtung der Lichtstrahlen beeinflusst wird, ist nicht ermittelt. Einen derartigen Einfluss scheint nämlich das Licht auf die Plasmodien von Aethalium auszuüben. Sind diese noch sehr beweglich und zur Sporenbildung noch nicht bereit, so treten sie im Finstern auf die Oberfläche der Lohe hervor; im Licht (an einem sonnigen Fenster) kriechen sie wieder in die dunklen Räume der Lohe zurück; ein Vorgang, den man an einem Tage 2—3 Mal sich wiederholen lassen kann. Erst wenn sich das Plasmodium zu dicken resistenten Massen ansammelt, indem es sich zur Sporenbildung vorbereitet, kommt es auch an beleuchteten Orten an die Oberfläche, jedoch wie es scheint, nur in frühen Morgenstunden oder in der Nacht.

Das die Chlorophyllkörner umhüllende und in Zellen enthaltene Protoplasma grüner Blätter von Moosen, Phanerogamen und in Farnprothallien wird durch die wechselnde Intensität der Beleuchtung dazu veranlasst, sich an verschiedenen Stellen der Zellwände mehr oder minder stark anzuhäufen und, indem es die Chlorophyllkörner mit sich nimmt, auch die Vertheilung derselben im Zellraum zu verändern. Es bleibt einstweilen dahingestellt, ob die Wirkung des Lichts in diesem Falle allein das Protoplasma trifft und durch dieses die Chlorophyllkörner ganz passiv mit fortgeführt werden, oder ob nicht etwa die Lichtwirkung zunächst die letzteren afficirt, um durch ihre Vermittlung erst dem Protoplasma den Impuls zu geben. Jedenfalls scheint so viel gewiss, dass die Chlorophyllkörner an sich eine freie Bewegung nicht besitzen und durch das bewegliche Protoplasma bald hierhin, bald dorthin geführt werden. — Famintzin und Borodin [2] fanden, dass unter dem Einfluss verlängerter Dunkelheit die Chlorophyllkörner verschiedener Moose und Farnprothallien sich an den Seitenwänden der Zellen (an den senkrecht zur Oberfläche des Organs stehenden) ansammeln und dass sie bei darauf folgender Beleuchtung diese Orte verlassen, um sich an den freien, der Oberfläche des Organs zugekehrten Flächenstücken der Zellwände auszubreiten. Prillieux [3] und Schmidt bestätigen diese Angaben. Die früher von mir (siehe die 1. und 2. Auflage dieses Buchs) ausgesprochene Ansicht, dass diese Lagenänderungen der Clorophyllkörner durch das Protoplasma vermittelt werden, findet ihre Bestätigung in den neuen Untersuchungen Frank's [4]. Er zeigt, dass das Protoplasma und mit ihm die grünen Körner sich bei entschieden einseitiger Beleuchtung an denjenigen Stellen der Zellwände vorwiegend ansammelt, welche von den stärksten einfallenden Strahlen getroffen werden, wenn überhaupt die Zellen geräumig genug sind, um solche Beleuchtungsunterschiede und Lagenveränderungen des Inhalts zuzulassen (Farnprothallien, Sagittariablätter). Die von den oben genannten Beobachtern beschriebenen Wanderungen der Chlorophyllkörner führt Frank auf einen allgemeinen Gesichtspunct zurück, indem er zeigt, dass

1) Sachs: botan. Zeitg. 1863. Beilage.

2) Böhm: Sitzungsber. der Wiener Akademie 1857, p. 510. — Famintzin: Jahrb. f. wiss. Bot. IV, p. 49. — Borodin: Mélanges biologiques. Pétersbourg T. VI. 1867.

3) Prillieux: comptes rendus 1870. LXX, p. 60. — Schmidt a. a. O.

4) Frank: botan. Zeitg. 1871. No. 14, 15 und in Jahrb. f. wiss. Bot. VIII, p. 216 ff.

das Protoplasma in derartigen Zellen überhaupt zweierlei Vertheilungsweisen je nach Umständen anzunehmen fähig ist. Bei der einen Vertheilung, die er als Epistrophe bezeichnet, sammelt es sich sammt den Chlorophyllkörnern vorwiegend an den freien, d. h. nicht unmittelbar an andere Zellen stossenden Seiten der Zellwände, also bei oberflächlichen Zellen mehrschichtiger Organe (Blätter von Sagittaria, Elodea, Vallisneria) besonders an der Oberflächenseite, bei einschichtigen Organen (Moosblätter, Prothallien) allein an den oberen und unteren freien Wandseiten, bei inneren Zellen endlich an den die Intercellularräume begrenzenden Stellen. Diese Lagerung entspreche den normalen Vegetationsverhältnissen und dem völlig entwickelten Zustand der Zellen, vor Erreichung eines zu hohen Alters. — Dagegen nehme das Protoplasma die zweite Vertheilungsform, die Frank als Apostrophe bezeichnet, an, wenn es durch ungünstige äussere Umstände beeinflusst wird: solche treten z. B. ein an abgeschnittenen, kleinen Gewebestücken bei mangelhafter Athmung, verminderter Turgescenz, niederer Temperatur, bei zu hohem Alter der Zelle, und was hier zunächst interessirt, bei andauerndem Lichtmangel. Unter diesen Umständen sammle sich das Protoplasma sammt den Chlorophyllkörnern vorwiegend an den nicht freien Wandstellen, welche mit den benachbarten Zellen verwachsen sind. — Das von Borodin [1]) behauptete Eintreten der Apostrophe auch bei directem Sonnenlicht (bei verschiedenen Phanerogamen wie Lemna, Callitriche, Stellaria) wird von Frank bestritten, nach ihm ist dies vielmehr eine Ansammlung an den stärkst beleuchteten Wandstellen (s. oben), die auch an den Seiten liegen können.

Diese von Borodin beobachteten, durch das directe Sonnenlicht bewirkten Ansammlungen der Chlorophyllkörner an den Seitenwänden der Zellen sind es offenbar, welche die von Marquard angedeutete, von mir näher beschriebene [2]) Erscheinung hervorrufen, dass grüne Blätter (Zea, Pelargonium, Oxalis, Nicotiana u. v. a.) bei der Insolation schon nach kurzer Zeit heller grün gefärbt erscheinen, als im diffusen Licht oder im tiefen Schatten, was besonders dann deutlich hervortritt, wenn man einzelne Stellen durch ein dicht angedrücktes Blei- oder Stanniolband beschattet; nimmt man letzteres nach 5—10 Minuten hinweg, so erscheint an der beschatteten Stelle eine sattgrüne, an den isolirten Theilen eine hellgrüne Färbung; es ist ersichtlich, dass das Gewebe dem Auge um so gesättigter grün erscheinen wird, je gleichmässiger die grünen Körner an den ihm zugekehrten Flächen vertheilt sind, dass es dagegen minder gesättigt erscheint, wenn die Körner an den Seitenwänden angehäuft sind. — Borodin's Beobachtungen bestätigen diese Annahme direct. — Diese verschiedene Gruppirung der Chlorophyllkörner bei wechselnder Lichtintensität wird durch die stark brechbaren Strahlen allein vermittelt, die minder brechbaren (hellleuchtenden und rothen) wirken wie Finsterniss [3]); daher kommt es auch [4]), dass, wenn man auf ein im Sonnenschein liegendes Blatt einen Streifen blauen Glases legt, dieser kein Schattenbild erzeugt, während ein solches unter einem rothen Glasstreifen entsteht.

Da nun diese Wanderungen der Chlorophyllkörner durch das farblose Protoplasma, dem sie eingelagert sind, vermittelt werden, so dürfte man erwarten,

1) Borodin: mélanges biologiques. Pétersbourg 1869. T. VII. p. 50.
2) Sachs: Berichte der math.-physik. Klasse der k. sächs. Ges. der Wiss. 1859.
3) Borodin l. c. und Frank: Botan. Zeitg. 1871, p. 238.
4) Wie ich schon 1859 l. c. gezeigt habe.

dass auch das nicht oder nur wenig mit Chlorophyllkörnern versehene Protoplasma der Haare in ähnlicher Weise von der Lichtintensität und Lichtfarbe beeinflusst werde; allein die Angaben von Borscow und Luerssen[1], welche man in diesem Sinne wenigstens zum Theil deuten konnte, haben sich bei den Beobachtungen Reinke's[2]) nicht bestätigt.

An die Protoplasmabewegungen schliesst sich auch das Schwärmen der Zoosporen an; ihre Bewegungsorgane, die Cilien, sind, wie man annimmt, selbst nur dünne Protoplasmafäden, durch deren Schwingungen die Zoosporen zugleich in Rotation und in fortschreitende Bewegung versetzt werden. Die Rotationsaxe ist die spätere Wachsthumsaxe; ihr bei der fortschreitenden Bewegung vorausgehendes Ende (wo die Spore meist schmaler, hyalin und mit Cilien besetzt ist) wird zur Basis der Keimpflanze, wenn die Spore zur Ruhe gekommen ist. Zum Licht stehen diese Bewegungen der Zoosporen und die ihnen sehr ähnlichen Schwärmzustände der Volvocineen insofern in einer bestimmten Beziehung, als sie bei einseitiger Beleuchtung entweder der Lichtquelle zustreben oder sie fliehen, was theils von der Species, theils vom Alter abzuhängen scheint. Auch hier verhalten sich nach Cohn die minder brechbaren Strahlen wie Dunkelheit, während die Bewegungsrichtung durch die blauen (und wohl noch stärker brechbaren) bestimmt sind[3]).

e) Zelltheilung und Wachsthum[4]). Die erste Anlage neuer Organe bei höheren, aus Gewebekörpern bestehenden Pflanzen und ihr anfangs mit lebhaften Zelltheilungen verbundenes Wachsthum findet ganz gewöhnlich in tiefer Finsterniss statt; so bei den Wurzeln der Land- und Sumpfpflanzen, den Knospen der Rhizome, die unterirdisch angelegt werden, den Blättern und Blüthen, welche innerhalb der dicken Knospenumhüllungen entstehen u. s. w. Andererseits können aber auch Zellbildungen derselben Art unter dem Einfluss des Lichts, selbst intensiven Lichts stattfinden, wie das Wachsthum der Wurzeln von Landpflanzen in beleuchtetem Wasser, das der Luftwurzeln der Aroideen (die an der zellbildenden Spitze in hohem Grade durchscheinend sind) zeigt. Die mit Zelltheilungen verbundene Entstehung der Spaltöffnungen und Haare kann in tiefer Finsterniss, und in den Knospenumhüllungen, aber auch am Licht stattfinden, ohne dass in diesen Fällen ein wesentlicher Unterschied zu bemerken wäre. Ebenso liegt das Cambium der Baumstämme unter völlig undurchsichtigen Umhüllungen (Borke), das vieler einjährigen Stengel (z. B. Impatiens) dagegen ist dem durch die dünne saftige Rinde durchscheinenden Licht ausgesetzt, und ähnliche Verhältnisse kehren bei der Bildung und Reife der Samenknospen im Innern durchscheinender oder ganz opaker Fruchtknoten wieder. Am deutlichsten treten diese Verhältnisse dann hervor, wenn man Sprosse, selbst Blüthen in tiefer Finsterniss aus Knollen, Zwiebeln, Samen erwachsen lässt, die sonst am Licht sich ausbilden. Die hier auf-

1) Borscow: mélanges biologiques. Pétersbourg 1867. T. VI, p. 312 und Luerssen: Ueber den Einfluss des rothen und blauen Lichts u. s. w. Dissertation. Bremen 1868.

2) Reinke: Botan. Zeitg. 1871. No. 46. 47.

3) Cohn: schles. Ges. für vaterl. Cult. 19. Octbr. 1865; die Thatsache wird jedoch von Schmidt neuerdings in Frage gestellt.

4) Sachs: »Ueber den Einfluss des Tageslichts auf Neubildung und Entfaltung verschiedener Pflanzenorgane«. Botan. Zeitg. 1863. Beilage. Wenn ich hier Zelltheilung und Wachsthum als wesentlich mechanische Vorgänge betrachte, so ist damit nicht gesagt, dass nicht auch chemische Veränderungen jeden Wachsthumsvorgang begleiten.

tretenden relativ kleinen Abnormitäten betreffen nicht die Anlage und erste Ausbildung der Organe, sondern das spätere, nicht mehr mit Zelltheilungen verbundene letzte Wachsthum, sowie die Ausbildung des Chlorophylls. Eine Bedingung dieser Vorgänge im Finstern wie im Licht ist natürlich und selbstverständlich die, dass ein Vorrath von assimilirten Reservestoffen vorhanden sei, auf deren Kosten die Bildung neuer Zellen erfolgen kann; für die Knospen der höheren Pflanzen aber sind die Knollen, Zwiebeln, Rhizome, Stammtheile, Samenlappen, Endosperme solche Reservestoffbehälter, nach deren völliger Entleerung das Wachsthum im Finstern aufhört, im Licht aber fortdauert, weil hier die Assimilationsorgane neues Material erzeugen. Diese Beziehung des mit Zelltheilungen verbundenen Wachsthums zur Assimilation tritt besonders deutlich bei einfach gebauten Algen (Spirogyra, Vaucheria, Hydrodictyon, Ulothrix u. a.) hervor, welche am Tage unter Mitwirkung des Lichts assimiliren, aber Nachts allein oder vorwiegend ihre Zelltheilungen stattfinden lassen: in der Nacht werden auch die Schwärmsporen gebildet, die erst mit Eintritt des Tageslichts ausschwärmen. Auch bei manchen Pilzen (wie Pilobolus crystallinus) findet die Sonderung des Protoplasma des Sporangiums in zahlreiche Sporen nur während der nächtlichen Dunkelheit statt, bei Zutritt des Lichts werden die Sporen ausgeschleudert. — Während also bei den grösseren Gewebepflanzen die Vertheilung von Assimilation und Verarbeitung der assimilirten Stoffe zur Zellbildung eine vorwiegend räumliche, ist sie bei den kleinen durchscheinenden Pflanzen ohne verdunkelnde Umhüllungen an den Bildungsorten eine vorwiegend zeitliche. Wir haben hier einen Fall der Theilung der physiologischen Arbeit, der uns zeigt, dass dieselben Zellen, welche mit chemischer Arbeit (Assimilation) beschäftigt sind, nicht gleichzeitig die mechanische Arbeit der Zellbildung ausführen; beide Arbeiten werden bei höheren Pflanzen auf verschiedene Orte, bei sehr einfachen auf verschiedene Zeiten vertheilt. Vorausgesetzt, dass assimilirte Reservestoffe vorhanden sind, können Zelltheilungen also im Licht wie im Finstern stattfinden; ob es vielleicht specifisch eigenthümliche Fälle giebt, wo das Licht die Zelltheilung hindert oder befördert, ist nicht sicher bekannt. Für einen solchen Fall könnte man es halten, wenn die Farnsporen und Marchantiaknospen[1]) im Finstern nicht, wohl aber im Licht keimen; allein Borodin zeigte, dass zu diesem Wachsthumsvorgange ausschliesslich die minder brechbaren Strahlen nöthig sind, während gemischt blaues Licht (durch Kupferoxydammoniak gegangen) wie tiefe Finsterniss wirkt. Da nun aber die minder brechbaren Strahlen, wie wir sehen werden, für das Wachsthum unmittelbar wie Abwesenheit des Lichts sich verhalten, dagegen die Assimilation bewirken, so darf man annehmen, dass die genannten Sporen und Brutknospen gewisse Stoffe zum Wachsen nicht enthalten, die erst durch Assimilation gebildet werden müssen, damit die Keimung stattfinden könne. Dagegen bleibt es bis jetzt unerklärt, worauf es beruht, dass viele Stämme (z. B. von Cacteen, Tropaeolum, Hedera u. v. a.) in dauernder Finsterniss Wurzeln bilden, die bei gewöhnlicher Beleuchtung nicht auftreten; ob hier Feuchtigkeitsverhältnisse eine Rolle spielen, ist ungewiss, aber nicht unwahrscheinlich.

Wenn die jungen Organe aus dem Knospenzustand hervortreten, so beginnt ein lebhaftes Wachsthum, welches vorwiegend durch Wasseraufnahme in die

1) Borodin: mélanges biologiques. Pétersbourg 1867. T. VI. — Pfeffer: Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg I. 1871. p. 80.

Zellen und entsprechendes Flächenwachsthum der Zellwände vermittelt wird, während Zelltheilungen nur nebenbei oder gar nicht mehr auftreten. Dieser Vorgang, die sogenannte Streckung der Organe, vollzieht sich bei oberirdischen Stengeln und Blattgebilden unter dem Einfluss des Tageslichts, welches in die durchscheinenden, wasserreichen Gewebe tief eindringt. Um nun die Grösse des Einflusses zu beurtheilen, den das Tageslicht auf diese Wachsthumsvorgänge übt, braucht man nur von gleichartigen Keimpflanzen oder Sprossen die einen in dauernder tiefer Finsterniss, die anderen bei dem Wechsel von Tag und Nacht (zumal im Hochsommer) wachsen zu lassen. Abgesehen davon, dass das Chlorophyll sich im Finstern (mit den oben genannten Ausnahmen) nicht grün färbt, sondern gelb bleibt, treten meist auffallende Formunterschiede der im Finstern erwachsenen Pflanzen auf, die man als étiolirte bezeichnet. Im Allgemeinen werden die Internodien der étiolirten Pflanzen viel länger als bei normalem Wuchs, auch die langen und schmalen Blätter der Monocotylen verhalten sich ähnlich: wogegen die Blattspreiten der Dicotylen und Farne gewöhnlich (nicht immer) sehr klein bleiben und ihre Knospenlage unvollständig verlassen oder eigenthümliche Abnormitäten der Ausbreitung zeigen; Verhältnisse, welche im 4. Kapitel ausführlicher beleuchtet werden sollen. — Es bedarf aber nicht des Gegensatzes von étiolirten und grünen (normalen) Pflanzen, um die Einwirkung des Lichts auf das Wachsthum zu constatiren; vergleicht man gleichartige Pflanzen, von denen die einen in mehr oder minder tiefem Schatten, die anderen im Tageslicht erwachsen sind, so machen sich die angegebenen Unterschiede noch immer sehr deutlich, den Lichtintensitäten entsprechend abgestuft, geltend. Verschiedene Pflanzenarten werden aber von dem Étiolement in verschiedenem Grade getroffen; die langen Internodien der Schlingpflanzen, die schon unter normalen Verhältnissen sehr lang werden, erreichen im Finstern keine viel grössere Länge, und manche Blätter von Dicotylen, wie z. B. die an Runkelrüben austreibenden, werden auch im Finstern ziemlich gross; während sich z. B. an den abnorm verlängerten Internodien étiolirter Kartoffeltriebe nur ausserordentlich kleine Laubblätter bilden. Merkwürdigerweise erstreckt sich, wie ich gezeigt habe [1]), das Étiolement nicht auf die Blüthen: so lange ausreichende Quantitäten von assimilirten Baustoffen vorhanden sind, oder durch grüne Blätter, die sich am Licht befinden, erzeugt werden, entstehen auch in tiefster, dauernder Finsterniss Blüthen von normaler Grösse, Form und prachtvoller Färbung, deren Pollen und Samenknospen befruchtungsfähig sind und reife Früchte mit keimfähigen Samen erzeugen. Nur die sonst grünen Kelchtheile bleiben farblos oder gelb. Um sich von dem eben Gesagten zu überzeugen, genügt es, Tulpenzwiebeln, Rhizome von Iris u. dgl. in Töpfe eingepflanzt, in tiefer Finsterniss austreiben zu lassen: neben völlig étiolirten Blättern erhält man ganz normale Blüthen. Oder man führt die fortwachsende Knospe eines mit mehreren Laubblättern versehenen Stengels von Curcurbita, Tropaeolum, Ipomaea u. dgl. durch ein enges Loch in einen undurchsichtigen Kasten ein, während die aussen bleibenden Laubblätter einem möglichst intensiven Licht ausgesetzt werden; die Knospe entwickelt im Finstern einen langen farblosen, mit kleinen gelben Blättern besetzten Spross und zahlreiche Blüthen, die abgesehen von der Färbung des Kelches in jeder Beziehung normal gebildet

1) Sachs: Botan. Zeitg. 1863, Beilage, und 1865, p. 117.

und gefärbt sind[1]; der ungemein auffallende Anblick solcher abnormer Sprosse mit normalen Blüthen zeigt schlagend, wie ganz verschieden der Einfluss des Lichtes auf das Wachsthum verschiedener Organe derselben Pflanze ist.

Der retardirende Einfluss des Lichts auf das Wachsthum der Sprossaxen (Internodien) macht sich schon in kurzer Zeit geltend, und es wird, wie ich kürzlich gezeigt habe[2], durch den Wechsel von Tag und Nacht (bei nahezu constanter Temperatur) ein periodisches Auf- und Abschwanken der Wachsthumsgeschwindigkeit bewirkt, welches sich in der Weise geltend macht, dass das wachsende Internodium am frühen Morgen gegen Sonnenaufgang ein Maximum seiner stündlichen Zuwachse zeigt, die sich aber mit Eintritt des Tageslichtes sofort verringern, bis Mittag oder Nachmittag abnehmen und nun ein Minimum ihrer Grösse erreichen, um von hier aus wieder bis zum Morgen zuzunehmen, wo sie von Neuem ein Maximum erreichen.

Einer ganz ähnlichen Periodicität unterliegt, wie Prantl[3] zeigte, das Wachsthum der grünen Laubblätter unter normalem Wechsel von Tag und Nacht. Dies widerspricht nur scheinbar der Thatsache, dass die Blätter derselben Pflanzen (Cucurbita, Ferdinandea, Nicotiana) in ununterbrochener Finsterniss étiolirend viel kleiner bleiben; denn in diesem Fall handelt es sich eben nicht um gesunde, periodisch assimilirende, sondern um kranke, des Chlorophylls entbehrende Blätter; es fehlen den klein bleibenden gelben, in dauernder Finsterniss entwickelten Blättern die günstigen Lichtwirkungen, von welchen bei den normalen Blättern die Assimilation und deren Einfluss auf das Wachsthum abhängt.

Zu den bekanntesten Erscheinungen, welche an Pflanzen durch das Licht hervorgerufen werden, gehört die Thatsache, dass sich wachsende Stengel und Blattstiele, wenn sie von verschiedenen Seiten her verschieden stark beleuchtet sind, nach der Seite hinkrümmen, d. h. auf der Seite concav werden, welche von dem intensivsten Licht getroffen wird. Die Krümmung wird dadurch hervorgerufen, dass die stärker beleuchtete Seite langsamer als die Schattenseite in die Länge wächst, und Pflanzentheile, welche diese Reaction auf Licht zeigen, werden heliotropische[4] genannt. Es leuchtet ein, dass aus der heliotropischen Krümmung gegen die stärker beleuchtete Seite hin umgekehrt geschlossen werden darf, dass das betreffende Organ, wenn es von allen Seiten verdunkelt würde, rascher wachsen müsste, als bei intensiverer Beleuchtung. Wenn man daher beobachtet, dass Blätter, manche Wurzeln, Pilze, Algenschläuche (wie Vaucheria) u. s. w. heliotropische Krümmungen machen, so folgt daraus, dass das Licht ihr Wachsthum verlangsamt. — Dass dieser Heliotropismus nicht etwa durch das Chlorophyll vermittelt wird, zeigt die Thatsache, dass auch chlorophyllfreie Organe, wie manche Wurzeln, ferner Pilze, wie die Sporangienträger der Mucorineen, die Perithecien von Sordaria fimiseda (nach Woronin), die Träger der Hüte von Claviceps (nach Duchartre[5]) und farblose étiolirte Stengel sich der stärkeren Lichtquelle zuneigen. — Da die meisten heliotropischen Organe in hohem Grade

1) Zuweilen treten neben normalen auch abnorme Blüthen im Finstern auf, worüber meine Exper.-Physiol. 1865, p. 35 zu vergleichen ist.

2) Sachs im zweiten Heft der Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg 1872.

3) Vergl. unten Kapitel IV, § 20 und Arbeiten des botan. Instit. in Würzburg III. p. 371.

4) Ausführlicheres über den Heliotropismus im 4. Kapitel.

5) Duchartre: comptes rendus 1870. Bd. LXX, p. 779.

durchscheinend sind, das Licht also, welches die Vorderseite trifft, noch mit einiger Intensität auch bis zur Hinterseite vordringt, während diese auch von schwächerem einfallendem Licht getroffen wird, so folgt daraus, dass auch unbeträchtliche Differenzen der Lichtintensität, welche die Vorder- und Hinterseite treffen, die heliotropische Krümmung, d. h. die Differenz des Längenwachsthums bewirken [1]. — Lässt man Pflanzen mit heliotropischen Organen in Kästen wachsen, welche von einer Seite her Licht empfangen, das in einem Fall durch eine Lösungsschicht von doppeltchromsaurem Kali, im anderen Falle durch eine solche von Kupferoxydammoniak gegangen ist, so bleiben die Internodien der ersteren ganz gerade und sie verlängern sich beträchtlich, wie in tiefer Finsterniss, wogegen die in dem gemischt blauen Licht geringeres Längenwachsthum und zugleich sehr kräftige heliotropische Krümmungen zeigen. Es folgt daraus, dass nur die Strahlen hoher Brechbarkeit, die blauen, violetten, ultravioletten die Krümmung bewirken, das Wachsthum verlangsamen [2].

Neben der grossen Zahl von Organen, welche sich bei ungleichseitiger Beleuchtung auf der stärker beleuchteten Seite concav krümmen, giebt es auch eine viel geringere Anzahl von solchen, die sich entgegengesetzt krümmen, d. h. auf der Schattenseite concav werden. Um den Unterschied zu bezeichnen, nennt man jene positiv, diese negativ heliotropisch.

Wie der positive, so kommt auch der negative Heliotropismus sowohl an chlorophyllhaltigen, wie an farblosen Organen vor; zu jenen zählen z. B. die grünen Ranken von Vitis, Ampelopsis [3], zu diesen die farblosen Wurzelhaare von Marchantia [4], die Luftwurzeln der Aroideen und Orchideen, des Chlorophytum Gayanum sowie mancher Dicotylen, wie Brassica Napus und Sinapis alba u. a. [5]. — Aus dem Satze, dass der positive Heliotropismus auf einer Verlangsamung des Längenwachsthums der stärker beleuchteten Seite beruht, könnte man ohne Weiteres folgern, dass umgekehrt der negative Heliotropismus durch stärkeres Wachsthum der stärker beleuchteten Seite bewirkt würde. Nimmt man die Erscheinungen, so wie sich dieselben unmittelbar darbieten, so ist dieser Ausdruck auch richtig; allein bei genauerer Betrachtung der hier mitwirkenden Umstände treten manche Bedenken hervor, die erst im 4. Capitel erörtert werden sollen. Hier sei nur vorläufig erwähnt, dass nach einer von Wolkoff aufgestellten Theorie zweierlei Möglichkeiten vorliegen: sehr durchscheinende Organe, wie die Wurzelspitzen von Aroideen und Chlorophytum brechen das eintretende Licht so, dass die Schattenseite des Organs selbst intensiver beleuchtet werden kann als jene;

---

1) Es ist dabei jedoch zu beachten, dass bei chlorophyllhaltigen Organen das einfallende Licht auf der Vorderseite seine stark brechbaren Strahlen verliert, die allein wirksam sind, und bis zur Hinterseite nur die wenig brechbaren durchscheinen, wie oben gezeigt wurde.

2) Vergl. Sachs: Botan. Zeitg. 1865: Wirkungen farbigen Lichts auf Pflanzen, wo auch die Literatur zusammengestellt ist. — Ich halte den Versuch mit absorbirenden Flüssigkeiten für entscheidender, als den mit dem Spectrum, in welchem nach Guillemain nicht nur alle Strahlen heliotropisch wirken, sondern auch eine seitliche, gegen das Blau des Spectrums hingerichtete Krümmung auftritt. Das Spectrum, wenn hinreichend lichtstark, ist gewiss niemals frei von diffusem Licht, welches, wenn es stark brechbare Strahlen enthält, auch schon bei äusserst geringer Intensität den Heliotropismus hervorruft.

3) Knight in philosophical transactions. 1812. Part I, p. 314.

4) Pfeffer in Arb. des bot. Instituts Würzburg 1871. I. Heft, 2. Abth.

5) Literatur darüber vergleiche in meiner Exper.-Physiol. p. 41.

demnach wäre nach Wolkoff die Schattenseite solcher Organe die thatsächlich stärker beleuchtete, und wenn diese nun bei der negativ heliotropischen concav wird, so wäre dies also nur ein besonderer Fall des positiven Heliotropismus. In anderen Fällen aber, wie bei Epheu und bei Tropaeolum majus sind die Internodien in der Jugend positiv, im Alter, vor Aufhören des Längenwachsthums negativ heliotropisch und Wolkoff vermuthet, dass hier die auf der Lichtseite convexe Krümmung nur durch stärkere Assimilation und dem entsprechend durch länger dauerndes Wachsthum vermittelt wird, also durch Ernährungsursachen, die erst secundär die Mechanik des Wachsthums afficiren.

f) Wirkungen des Lichts auf Gewebespannung[1] der Bewegungsorgane beweglicher Blätter. Die Blätter der Leguminosen, Oxalideen, Marantaceen, Marsiliaceen u. a. tragen ihr Blattflächen auf modificirten Stielen, die ihnen als Bewegungsorgane dienen, indem sich diese unter verschiedenen äusseren und inneren Einflüssen auf- oder abwärts krümmen und so den von ihnen getragenen Blattflächen verschiedene Stellungen geben. Sind diese Pflanzen constanter Finsterniss ausgesetzt, so erfolgen die genannten Krümmungen periodisch abwechselnd aufwärts und abwärts, veranlasst durch innere Veränderungen. Auf diese periodisch beweglichen Organe übt das Licht insofern einen unmittelbaren Einfluss, als jede Steigerung seiner Intensität dahin strebt, den Blattflächen eine ausgebreitete Stellung (Tagesstellung), jede Verminderung der Lichtintensität ihnen aber eine auf- oder abwärts zusammengeschlagene Lage zu geben. Diese früher von mir als paratonische Lichtwirkung bezeichnete Reizung, ist nicht die Ursache der periodischen Bewegungen, sie wirkt vielmehr der durch innere Kräfte vermittelten Periodicität entgegen. Bei den meisten periodisch beweglichen Blättern ist der paratonische Einfluss des Lichts so stark, dass er die periodischen Bewegungen hindert und ihnen dafür eine von Tag und Nacht abhängige Periode aufnöthigt: bei den Seitenblättchen von Hedysarum gyrans dagegen sind die inneren Ursachen der periodischen, rasch aufeinanderfolgenden Schwingungen so kräftig, dass sie die paratonische Reizung überwinden; diese Blättchen machen daher auch trotz der wechselnden Beleuchtung bei hoher Temperatur ihre Bewegungen auf- und abwärts. — Betreffs der Brechbarkeit der Lichtstrahlen, welche die paratonische Reizung bewirken, scheint aus meinen älteren Versuchen[2] hervorzugehen, dass es die stark brechbaren allein sind, während sich die rothen wie Dunkelheit verhalten.

Das Licht übt aber nicht nur diesen unmittelbaren Einfluss auf die Stellung der Bewegungsorgane, vielmehr hängt auch der bewegliche Zustand selbst in mittelbarer Weise von dem Licht ab. Sowohl die periodische Bewegung, wie auch die Empfindlichkeit für paratonische Reizung und bei den Mimosen für Erschütterung, also die Beweglichkeit überhaupt, geht den Blättern verloren, wenn sich die Pflanzen längere Zeit (Tage lang) im Finstern befinden; d. h. sie werden durch dauernde Finsterniss starr. Aus diesem Starrezustand treten sie nicht unmittelbar wieder heraus, wenn sie nun dem Licht wieder ausgesetzt werden, vielmehr muss dieses längere Zeit (Stunden bis Tage lang) einwirken, um den beweglichen

1 Vergl. Sachs: Ueber vorübergehende Starrezustände u. s. w. Flora 1863. — Weiteres im 4. Kap.

2) Sachs: Ueber die Bewegungsorgane von Phaseolus und Oxalis. Botan. Zeitg. 1857, p. 811 ff.

Zustand, den ich als Phototonus bezeichnet habe, wieder herbeizuführen; nur in diesem Zustand sind die Blätter beweglich, für Aenderungen der Lichtintensität (und für Erschütterung) empfindlich. — Von den heliotropischen Krümmungen wachsender Organe unterscheiden sich die paratonischen Lichtreizkrümmungen völlig ausgewachsener Bewegungsorgane dadurch, dass sie 1) an den Phototonus gebunden sind, jene nicht: 2) dass sie immer in einer durch die bilaterale Organisation bestimmten Ebene stattfinden, während die Ebene der heliotropischen Krümmung nur von der Richtung der Lichtstrahlen abhängt.

### Nachträge und Erläuterungen.

α) Optische Eigenschaften des Chlorophyllfarbstoffes. Werden chlorophyllhalltige Pflanzentheile wiederholt mit Wasser ausgekocht, dann bei nicht zu hoher Temperatur rasch getrocknet und pulverisirt, so gewinnt man ein bequemes Beobachtungsmaterial, welches sich lange unverändert aufbewahren lässt. Aus diesem Pulver lässt sich nun der grüne Farbstoff mit Alkohol, Aether, fettem Oel ausziehen. Die grüne Lösung wird durch Einwirkung des Lichts um so rascher verändert, je intensiver dieses ist, besonders stark und rasch wirken die minder brechbaren Theile des Spectrums; sie nimmt dabei einen schmutzig bräunlich, grüngelben Ton an, indem sich der grüne Farbstoff »modificirt« oder »verfärbt«.

Wird das durch eine nicht allzu dicke und nicht allzu dunkle Schicht der rein grünen Lösung hindurch gegangene Sonnenlicht durch ein Prisma zerlegt, so erhält man ein höchst charakteristisches Spectrum, in welchem Strahlen von sehr verschiedener Brechbarkeit um so stärker verdunkelt (absorbirt) erscheinen, je dunkler die Lösung oder je dicker ihre Schicht ist. Dieses Chlorophyllspectrum ist vielfach Gegenstand von Untersuchungen gewesen, von denen die neuesten und umfassendsten die von Kraus sind[1]), dessen Darstellung ich hier in den Vordergrund stelle, da sie in einem wesentlichen Puncte der Berichtigung bedarf.

Das Spectrum einer alkoholischen, unveränderten Chlorophylllösung zeigt sieben Absorptionsbänder, von denen vier schmale (Fig. 476 oben *I, II, III, IV*) in der minder brechbaren (ersten) Hälfte, drei breite (*V, VI, VII*) in der stärker brechbaren (zweiten) Hälfte liegen. Die letzteren, nur in sehr verdünnten Lösungen als gesonderte Bänder sichtbar, fliessen schon bei den gewöhnlich untersuchten Lösungen mittlerer Concentration zu einer continuirlichen Absorption der ganzen zweiten Hälfte des Spectrums zusammen.

Die Bänder *I, II, III, IV* liegen im Roth, Orange, Gelb und Gelbgrün; das beiderseits scharf begrenzte, tief schwarze Band *I* zwischen den Fraunhoferschen Linien *B* und *C*; die drei anderen, beiderseits abgeschattet, sind nach der Reihenfolge ihrer Nummern von abnehmender Stärke. Zwischen diesen Bändern *I—II—III—IV* ist das Licht verdunkelt und zwar wiederum nach der Reihenfolge der Nummern schwächer, d. h. schwächer verdunkelt zwischen *II—III* als zwischen *I—II* u. s. w. Vor *I* geht das Licht ungehindert durch.

Die Bänder *V—VII* in der zweiten Hälfte sind alle beiderseits abgeschattet; No. *V* liegt hinter der Fraunhoferschen Linie *F*, das in der Mitte dunkle *VI* vor und auf der Linie *G*; als Band *VIII* wird die totale Absorption des violetten Endes bezeichnet.

Dieses Spectrum wurde ganz identisch bei allen untersuchten Mono- und Dicotylen, Farnen, Moosen und Algen gefunden.

---

1) Kraus: Sitzungsber. der phys.-medic. Societät in Erlangen, 7. Juni und 10. Juli 1871, ferner: Zur Kenntniss der Chl.-Farbstoffe und ihrer Verwandten (Stuttgart 1872). — Vergl. ausserdem Askenasy: bot. Zeitg. 1867, p. 225. — Gerland und Rauwenhoff: Archives néerlandaises, T. VI, 1871 und Gerland: Poggend. Ann. 1871, p. 585. — Sorby: on a definite method of qualitative analysis of animal and vegetable colouring matters by means of the spectrum microskop in proceedings of the royal society. No. 92. 1867. — Sorby: on comparativ vegetable chromatology, ebenda 1873, No. 146, vol. XXI.

Das Spectrum lebender Blätter stimmt in den Hauptmerkmalen mit dem der Lösung überein[1]. Die Bänder *I—V* werden nach Kraus bei allen gewöhnlichen Blättern Di- und Monocotyledonen, Farne leicht wahrgenommen, ein constanter Unterschied gegen das Spectrum der Lösung besteht jedoch darin, dass alle Bänder weiter gegen das rothe Ende hingerückt sind; was Kraus noch besonders mit dem Mikrospectralapparat von Browning constatirte. Die Verrückung des Absorptionsspectrums geschieht, wie er zeigt, in Uebereinstimmung mit einer allgemeinen Regel, nach welcher die Absorptionsbänder um so weiter gegen das rothe Ende hinrücken, je dichter »specifisch schwerer« das Lösungsmittel des Farbstoffs ist. Es würde daraus folgen, dass der grüne Farbstoff in der farblosen Grundmasse der Chlorophyllkörner in einer Weise vertheilt ist, die sich als Lösungszustand betrachten lässt; auf keinen Fall darf der in lebenden Zellen enthaltene Chlorophyllfarbstoff als »fest« bezeichnet und dem aus der verdunsteten Lösung zurückbleibenden Rest gleichgestellt werden.

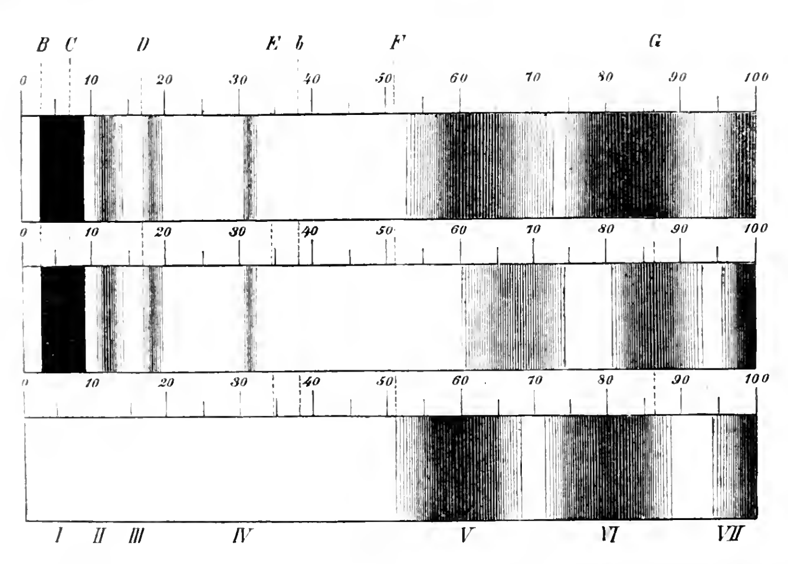



Fig. 176. Absorptionsspectren des Chlorophyllfarbstoffes nach Kraus. Das obere Spectrum ist das des wässerig alkoholischen Extracts grüner Blätter, das mittlere des in Benzol löslichen blaugrünen Bestandtheils, das untere des gelben Bestandtheils einer vorher durch Wasser veränderten Lösung. Die Absorptionsstreifen der beiden oberen sind im minder brechbaren Theil *B—E* nach einer mehr concentrirten, im stärker brechbaren Theil nach einer minder concentrirten Lösung angedeutet, die Buchstaben *A—G* bedeuten die bekannten Fraunhoferschen Linien des Sonnenspectrums, die Zahlen *I—VII* numeriren nach Kraus die Absorptionsstreifen vom rothen zum violetten Ende fortschreitend, die Striche 0—100 theilen die Länge des Spectrums in 100 gleiche Theile.

Schüttelt man nach Kraus eine alkoholische Chlorophylllösung mit einem beliebigen, z. B. dem doppelten Volumen Benzol, so bilden sich nachher in der Ruhe zwei scharf von einander abgegrenzte Flüssigkeitschichten, eine untere alkoholische, welche rein und gelb gefärbt ist, und eine obere von Benzol, welche blaugrün erscheint. Der Vorgang ist nach Kraus ein dialytischer; in der gewöhnlichen Chlorophylllösung sind nach ihm zwei Farbstoffe vorhanden, ein blaugrüner und ein gelber, beide in Alkohol und in Benzol in sehr verschiedenem Grade löslich.

Das Chlorophyllspectrum ist nun nach Kraus ein Combinationsspectrum, d. h. es entsteht durch Uebereinanderlagerung der beiden Schichten des blaugrünen und des gelben Farbstoffes. Der blaugrüne Farbstoff giebt die vier schmalen Absorptionsbänder in der

1 Weitere Zeugnisse für diese sehr wichtige Thatsache bei Gerland und Rauwenhoff l. c. p. 604; es ist nicht wohl zu begreifen, wie einige Physiker das Gegentheil behaupten mögen.

ersten Hälfte des Spectrums (Fig. 476 das mittlere Spectrum) und zum Theil den auf *G* liegenden Streifen *VI* im zweiten Theil. Von dem gelben Farbstoff, der nur in der zweiten Hälfte des Spectrums Absorptionsbänder hat, rührt der Streifen *V* her (die unterste Figur). Der Streifen *VI* des Chlorophylls entsteht durch theilweise Uebereinanderlagerung entsprechender Streifen im Gelb und Blaugrün, die sich aber nicht vollständig decken; beide Farbstoffe zugleich erzeugen die Absorption am violetten Ende.

Nach den mitgetheilten Angaben von Kraus wäre es demnach möglich, den Chlorophyllfarbstoff auf rein dialytischem Wege in zwei verschiedene Farbstoffe zu zerlegen. Dagegen zeigte nun Konrad (Flora 1872, p. 396), dass eine mit absolutem Alkohol bereitete Chlorophylllösung, mit Benzol versetzt, niemals eine Scheidung in Grün und Gelb giebt. Dies geschieht nur dann, wenn sehr wässeriger Alkohol angewendet wird, der weniger als 65% enthält. Konrad zeigt schlagend, dass Kraus mit solchem sehr wässerigem Alkohol gearbeitet hat, was sich übrigens auch daraus ergiebt, dass er die ausgesottenen Blätter, ohne sie vorher zu trockenen, sofort mit Alkohol auszog. Es ist nun nach Konrad sehr zweifelhaft, ob jene Spaltung des Chlorophylls ein rein dialytischer Vorgang ist; viel wahrscheinlicher ist, dass vorher eine Zersetzung durch Wasser eintrat, eine Vermuthung, die dadurch noch begründet wird, dass sich die Lösungen von Chlorophyll in wässerigem und absolutem Alkohol verschieden verhalten, da nach dem Abdampfen der Lösung in dem einen Fall durch Wasser aus dem festen Rückstand ein gelber Farbstoff in Lösung geht, im anderen aber nicht. Nach diesen Ergebnissen muss vorläufig die Angabe, das Chlorophyll sei ein Gemenge von zwei oder mehr Farbstoffen, als unerwiesen betrachtet werden.

Jener gelbe, von Kraus aus dem Chlorophyll abgeschiedene Farbstoff, löslich in Alkohol, Aether, Chloroform, nicht in Wasser, wird durch Zusatz von Salz- oder Schwefelsäure (wie bereits Micheli zeigte) zuerst smaragdgrün, dann spangrün, endlich indigoblau; das Spectrum des auf diese Weise grün gewordenen gelben Stoffes zeigt ganz andere Absorptionen als das Chlorophyll. Seinem Spectrum nach ist der gelbe Farbstoff des Chlorophylls nach Kraus identisch mit dem der meisten gelben Blumen (z. B. Ranunculus, Mimulus, Gentiana lutea, Brassica, Taraxacum, Matricaria u. a.), der auch in den eben genannten Reactionen damit übereinstimmt; ebenso der gelbe Farbstoff der Früchte und Samen (Euonymus, Solanum, Pseudocapsicum u. a.). Dieser gelbe Farbstoff ist gleich dem Chlorophyll an Protoplasma gebunden; verschieden davon ist der als Lösung in den Zellen vorhandene, z. B. bei Dahliablüthen; dieser ist im Wasser löslich und giebt nicht ein aus Bändern combinirtes Spectrum, sondern eine continuirliche Absorption des Blau und Violett; verschieden ist ferner der ebenfalls in Alkohol lösliche Farbstoff einiger orangefarbenen Blumen, z. B. von Eschscholtzia, welcher vor den 3 Bändern des gewöhnlichen gelben Farbstoffs noch ein viertes Band in Blaugrün besitzt. Bei den bunten niederen Organismen sind die vorhandenen in Alkohol löslichen Farbstoffe den beiden des Chlorophylls nicht gleich aber verwandt.

Ebenfalls völlig gleich dem gelben Derivat des Chlorophylls ist nach Kraus der gelbe Stoff der étiolirten Blätter.

Die Fluorescenz des Chlorophyllfarbstoffes macht sich zunächst darin bemerklich, dass eine hinreichend dunkle, concentrirte Lösung in auffallendem Licht dunkelroth erscheint, während sie im durchfallenden grün aussieht. Viel lebhafter wird das Fluorescenzlicht, wenn man den Kegel convergirender Sonnenstrahlen einer Sammellinse in die grüne Flüssigkeit fallen lässt. Wirft man das Sonnenspectrum auf die Oberfläche einer Chlorophylllösung[1], so zeigt sich, welche Strahlen des Sonnenlichts die Fluorescenz erregen; das rothe Leuchten beginnt dann kurz vor der Linie *B* des Sonnenspectrums und erstreckt sich mit der gleichen rothen Färbung, aber mit wechselnder Intensität bis über das violette Ende hinaus. Auf dem dunkelrothen Grunde zeigen sich sieben intensiv roth leuchtende Streifen, und jeder derselben entspricht genau einem dunkelrothen Streifen im Absorptionsspectrum des Chlorophylls, sowohl nach der Lage wie nach der Stärke. Wird das von der Chlorophyll-

1) Nach Hagenbach Pogg. Ann. Bd. 141, p. 245 und Lommel, ebenda, Bd. 143, p. 572.

lösung erregte Fluorescenzlicht selbst durch ein Prisma betrachtet, so zeigt sich, dass es nur aus rothen Strahlen besteht, deren Brechbarkeit mit dem stärksten Absorptionsstreifen des Chlorophylls zwischen *B* und *C* übereinstimmt; demnach ruft jeder die Fluorescenz erregende Strahl im Chlorophyll nur solches Licht hervor, welches dem Absorptionstreifen *I* seiner Brechbarkeit nach entspricht. Ob das in den lebenden Zellen enthaltene Chlorophyll dieselbe Fluorescenz erregt, ist nach den vorliegenden ungenügenden Beobachtungen nicht sicher, aber mit Rücksicht auf die Absorptionserscheinungen und ihren Zusammenhang mit der Fluorescenz wahrscheinlich.

$\beta$) Haben die Absorptionsstreifen des Chlorophyllfarbstoffs eine causale Beziehung zur Function der Chlorophyllkörner bei der Zersetzung der Kohlensäure? Diese Frage ist von Lommel in neuerer Zeit auf rein theoretischem Wege bejaht worden, indem er folgende Sätze aufstellte[1]):

»Für die Assimilationsthätigkeit der Pflanzen sind die wirksamsten Strahlen diejenigen, welche durch das Chlorophyll am stärksten absorbirt werden und zugleich eine hohe mechanische Intensität (Wärmewirkung) besitzen; es sind dies die rothen Strahlen zwischen *B* und *C*.« — Ein Blick auf die oben p. 716 und p. 718 angeführten, sorgfältig gewonnenen Zahlen zeigt aber, dass diese theoretische Schlussfolgerung unrichtig ist. Wenn der Satz von Lommel richtig wäre, so müsste man bei Beobachtung im Sonnenspectrum an der Stelle *B*—*C* ein Maximum der Sauerstoffausscheidung wahrnehmen[2]), was, wie Pfeffer gezeigt hat, durchaus nicht der Fall ist. — Der zweite von Lommel ausgesprochene Satz lautet: »Die gelben Strahlen können trotz ihrer ziemlich grossen mechanischen Intensität nur schwach wirken, weil sie nur in geringem Maasse absorbirt werden; dasselbe gilt von den Orangefarben und grünen Strahlen.« Auch dieser Satz widerspricht ganz direct den Beobachtungen, da gerade diese Strahlen die wirksamsten bei der Sauerstoffabscheidung sind. Lommel sagt zwar (p. 584), »dieser Schluss sei unrichtig«, das ist jedoch kein Schluss, sondern eine direct beobachtete Thatsache. Dass das durch eine Chlorophylllösung gegangene Licht eine nur unbeträchtliche Sauerstoffabscheidung bewirkt, erklärt sich leicht, wenn man beachtet, dass auch das Gelb im Chlorophyllspectrum bedeutend geschwächt ist; dagegen müsste nach Lommel's Ansicht hinter einer solchen Lösung, wenn sie die Absorptionsstreifen sehr dunkel zeigt, gar keine Sauerstoffabscheidung erfolgen, da ja die nach Lommel allein wirksamen Strahlen in dem durch Chlorophylllösung gegangenen Licht fehlen.

Uebrigens bedurfte es dieser directen Widerlegung nicht, da eine richtige Erwägung der bekannten Thatsachen ohnehin zu dem Schluss führt, dass gerade die von dem Chlorophyllfarbstoff absorbirten Strahlen es nicht sein können, welche die Sauerstoffabscheidung bewirken; denn die in einer Chlorophylllösung absorbirten Strahlen sind dieselben, wie die in einem grünen Blatt absorbirten (vergl. sub $\alpha$); in jener aber findet keine Sauerstoffabscheidung (wie es scheint sogar Oxydation) statt, und nichts berechtigt zu der Vermuthung, dass dieselben Strahlen, welche der Chlorophyllfarbstoff in Lösung absorbirt, ohne Sauerstoffabscheidung zu bewirken, dies im lebenden Blatte thun sollten. Richtig ist es allerdings, wenn man aus dem Princip der Erhaltung der Kraft folgert[3]), dass die bei der Sauerstoffabscheidung thätigen Strahlen, insofern sie die chemische Arbeit leisten, absorbirt werden müssen; aber die Beobachtung zeigt eben, dass es nicht die von dem grünen Farbstoff in Lösung wie in der Zelle absorbirten Strahlen sind, welche diese Arbeit leisten[4]).

---

1) Lommel Pogg. Ann. Bd. 143, p. 581 ff.

2) Müller (I. Heft seiner botan. Beob. Heidelberg 1871) hat diese Folgerung allerdings mit Zahlen belegt, wer aber weiss, wie derartige Beobachtungen zu machen sind, der weiss auch, was von Müller's Zahlen zu halten ist; man vergl. übrigens Pfeffer: botan. Zeitg. 1872, No. 23 ff.

3) Man vergleiche übrigens, was ich vor 8 Jahren in meiner Exp.-Physiol. p. 287 darüber gesagt habe.

4) Zu einem ähnlichen Schluss ist bereits Gerland l. c. p. 609 gekommen.

γ) Die Beziehung der Zelltheilungen zum Licht, wie sie oben im Text dargestellt wurde, ist von Seiten Famintzin's Missverständnissen ausgesetzt worden. In meiner Abhandlung: »Ueber den Einfluss des Tageslichts auf Neubildung und Entfaltung verschiedener Pflanzenorgane« (Botan. Zeitg. 1863, Beilage) habe ich eine lange Reihe von Vorkommnissen ausführlich besprochen, welche zeigen, dass die mit Zelltheilungen verbundenen Neubildungen im Allgemeinen vom Licht unabhängig sind, so lange überhaupt Reservestoffe vorhanden sind, welche das Wachsthum unterhalten. Die Hauptresultate wurden dann in meinem Handbuche der Exp.-Physiol. 1865, p. 31 nochmals unter ausdrücklichem Hinweis auf jene Abhandlung zusammengestellt. Dem gegenüber beginnt Famintzin[1]) seine hier citirte, drei, resp. fünf Jahre jüngere Abhandlung mit den Worten: »Die Wirkung des Lichts auf die Zelltheilungen ist bis jetzt noch von Niemandem genau untersucht worden. Alles, was ich darüber auffinden konnte, beschränkt sich auf eine Bemerkung von A. Braun über Spirogyra und eine Aeusserung von Sachs, die Zelltheilung im Allgemeinen betreffend«; er citirt nun auch die von mir citirte Stelle Braun's und fährt fort: »auf diese Angabe sich theilweise stützend, spricht sich Sachs in folgender Weise aus« — worauf einige Sätze aus meinem Handbuch p. 31 citirt werden, die genannte ältere Abhandlung mit ihren Nachweisungen jedoch nicht angeführt oder benutzt wird. Er behauptet nun, in Folge seiner Beobachtungen zu ganz anderen Resultaten gelangt zu sein; es ist aber leicht zu zeigen, dass seine Beobachtungen vielmehr genau zu demselben Schluss führen, zu dem ich gelangt war. Am Schluss seiner Abhandlung (l. c. p. 28) heisst es: »Die Zelltheilung der Spirogyra wird nicht durch das Licht aufgehalten, wie man bis jetzt vermuthete, sondern im Gegentheil durch dasselbe befördert (was unrichtig ist). Diese Beförderung der Zelltheilung durch das Licht beruht aber nach Famintzin's Beobachtungen zunächst darauf, dass das Licht die Assimilation von Nährstoffen hervorruft, was offenbar eine andere Frage betrifft, als die von mir ventilirte und von ihm bestrittene; da ich, das Vorhandensein von Baustoffen voraussetzend, nur die Frage bearbeitete, ob das Licht auf die Mechanik der Zelltheilungen Einfluss nimmt.

»Die Zelltheilung der Spirogyra«, fährt Famintzin fort, »hat sich in eben solchem Grade vom Licht abhängig erwiesen wie die Stärkebildung; ihr Verhältniss zum Licht ist aber von dem zur Stärkebildung in Folgendem verschieden: die Stärkebildung wird schon nach sehr kurzer Zeit (etwa in 30 Minuten) durch das Licht eingeleitet und erfordert eine unmittelbare Lichtwirkung; die Stärke bildet sich nur während der Beleuchtung; in der Abwesenheit des Lichts hört ihre Bildung sogleich auf. Die Zelltheilung dagegen wird erst nach mehrstündiger Lichtwirkung hervorgerufen; sie tritt dann in den Zellen ein, mögen diese noch längere Zeit beleuchtet oder ins Dunkele versetzt werden.« Das zeigt also doch, dass, wenn Nährstoffe gebildet sind, die Zelltheilung im Licht wie im Finstern stattfindet, was ich 5 Jahre vorher, gestützt auf zahlreichere Beobachtungen, bereits erwiesen hatte. (Ob es Herrn Famintzin gelungen ist, sich durch seine Schrift vom 13/25. März 1873 in Mélanges biologiques de Pétersbourg T. IX. gegen meine Vorhaltungen zu rechtfertigen, überlasse ich einsichtigeren Beurtheilern zu entscheiden).

In mehr als einer Hinsicht besser ist die Abhandlung Batalin's: »Ueber die Wirkung des Lichts auf die Entwickelung der Blätter«[2]). Von der durch Kraus und ihn selbst gefundenen Thatsache ausgehend, dass die Zellen gleiche Grösse haben in étiolirten kleinen und in am Licht erwachsenen grossen Blättern derselben Art, folgert er ganz richtig, dass die Zahl der Zellen im normalen Blatt grösser ist als im étiolirten, und dass die Grösse der Blätter proportional sei ihrer Zellenzahl; daraus zieht er folgenden unrichtigen Schluss: »Das Blatt wächst so viel, wie es neue Zellen erzeugt, und das Wachsthum des Blattes hängt nicht von der Vergrösserung der Länge der Zellen ab«, vielmehr muss es heissen, das

1) Famintzin in Mélanges physiques et chimiques. Pétersbourg 1868. T. VII: Ueber die Wirkung des Lichts auf die Zelltheilung der Spirogyra.

2) Batalin: botan. Zeitg. 1871, p. 670.

Wachsthum des Blattes hängt zunächst und unmittelbar allein von der Vergrösserung der Zellen ab und ist dieser proportional; die vergrösserten gewachsenen Zellen aber theilen sich so, dass sie im etiolirten kleinen wie im grünen grossen Blatt ungefähr dieselbe Grösse darbieten. Er fährt fort: »Die Blätter wachsen im Dunkeln darum nicht, weil ihre Zellen ohne Mitwirkung des Lichts sich nicht theilen können«, ganz im Gegentheil, sie theilen sich deshalb nicht, weil sie nicht wachsen. Dieser Irrthum beherrscht die ganze Abhandlung, die sonst manche lehrreiche Beobachtung enthält. Uebrigens geht aus Prantl's Messungen hervor, dass auch in klein bleibenden etiolirten Blättern von Phaseolus sehr viele Zelltheilungen stattfinden (Arbeiten des bot. Instit. Würzburg 1873, III. Heft, p. 384).

Es ist ausserdem zu beachten, dass das sehr geringe Wachsthum der Blätter im Finstern auch bei den Dicotylen keine allgemeine Erscheinung ist; die im Finstern erwachsenen Blätter an Knollentrieben von Dahlia und Beta, selbst die von Phaseolus erreichen sehr beträchtliche Dimensionen und zuweilen, besonders bei hoher Temperatur, beinahe die Grösse der im Licht entwickelten[1].

5) Einrichtungen zur Beobachtung von Pflanzen in verschiedenfarbigem (verschieden brechbarem) Licht. Um Licht verschiedener Brechbarkeit auf Pflanzen einwirken zu lassen, kann man dreierlei Wege einschlagen: 1) Die Benutzung des Spectrums, 2) Wegnahme bestimmter Strahlen durch absorbirende Medien (Glas oder Flüssigkeiten), 3) farbige Flammen.

1) Zerlegt man einen Lichtstrahl, indem man ihn durch ein Prisma gehen lässt, in einen horizontal ausgebreiteten Fächer, das Spectrum, so ist es möglich, kleine Pflänzchen und Pflanzentheile der Einwirkung schmaler Zonen desselben auszusetzen, also Licht von gleicher Farbe (für das Auge) oder von nahezu gleicher Brechbarkeit darauf einwirken zu lassen. In dieser Weise haben Draper, Gardner, Guillemain[2] und Pfeffer gearbeitet. Es ist bei der Anwendung des Spectrums jedoch zu beachten, dass die Intensität des Lichts in jeder Abtheilung des Spectrums um so kleiner als die des leuchtenden Spaltes ist, je breiter sie ist. Ist das Spectrum in der zur Beobachtung gewählten Entfernung vom Prisma z. B. 200 Mm. lang, der leuchtende Spalt aber nur 1 Mm. breit, so wäre die mittlere Lichtintensität des ganzen Spectrums nur $^1/_{200}$ von der des leuchtenden Spaltes, wenn sonst kein Licht verloren ginge, was aber reichlich geschieht. Man hat daher in dem Spectrum nur schwache Lichtwirkungen zu erwarten; um diesem Uebelstand abzuhelfen, ist es nöthig, sehr intensives Licht durch den Spalt fallen zu lassen, was durch Anwendung von Sammellinsen geschehen kann. Wendet man, wie es gewöhnlich geschehen muss, Sonnenlicht an, so muss der zu zerlegende Strahl ausserdem durch einen Heliostaten oder wenigstens durch einen beweglichen Spiegel in fixer Lage erhalten werden.

2) Absorbirende Mittel. Die angedeuteten Uebelstände bei Beobachtungen im Spectrum, so wie die sehr beträchtlichen Kosten eines Heliostaten, fallen weg, wenn man farbiges Licht durch absorbirende Mittel herstellt. Als solche lassen sich farbige Glasscheiben oder Flüssigkeitsschichten, welche zwischen farblosen Glaswänden eingeschlossen sind, verwenden. Sie gewähren den Vortheil, dass man fast beliebig grosse Räume mit dem betreffenden Licht beleuchten kann, und dass das durchgehende Licht namentlich nur insofern an Intensität einbüsst, als auch die durchgehenden, zur Pflanze gelangenden Strahlen durch geringe Absorption theilweise geschwächt werden können. Es ist eine, wenn auch sehr verbreitete Täuschung, zu glauben, Beobachtungen hinter farbigen Schirmen seien weniger genau als die im Spectrum; im Allgemeinen dürfte es sich gerade umgekehrt verhalten, und ausserdem kommt es auf die zu entscheidenden Fragen an, welche Methode jedesmal den Vorzug verdient.

Die absorbirenden Medien leiden allerdings an dem grossen Uebelstand, dass sie ge-

1) Vergl. weiter unten § 20.

2) Gardner in Froriep's Notizen. 1844. Bd. 30. No. 11. Guillemain: Annales des sciences nat. 1857. VII, p. 160.

gewöhnlich nicht einfarbiges Licht durchlassen, sondern mehreren Strahlengattungen den Durchgang gestatten. Dieser Uebelstand tritt bei den farbigen Glasscheiben in besonders hohem Grade auf und ausser dem tiefrothen Rubin- und dem sehr dunkelblauen Cobaltglas giebt es kaum für unsere Zwecke brauchbare Sorten. Eher ist es möglich, farbige Flüssigkeiten von erwünschter Qualität zu erhalten, obwohl auch hier die Zahl der brauchbaren gering ist. Ganz besonders nützlich sind die beiden im Text erwähnten, die gesättigte Lösung des Kalibichromats und eine dunkle Lösung des Kupferoxydammoniaks, mit denen sich bei richtiger Concentration und Dicke der Schicht die Versuche so einrichten lassen, dass das weisse Tageslicht gerade in zwei Hälften geschieden wird, indem die erstgenannte Lösung das minder brechbare Licht vom Roth bis in das Grün hinein, die blaue Lösung dagegen vom Grün ab alles stärker brechbare bis über Violett hinaus durchlässt. Auch solche Flüssigkeiten sind von grossem Nutzen, die das ganze Spectrum durchlassen mit Ausnahme einer einzigen möglichst scharf begrenzten Strahlengruppe; treten hier in dem durchfallenden Licht an Pflanzen gewisse Erscheinungen ein, so ist es gewiss, dass sie nicht von Strahlen derjenigen Brechbarkeit bewirkt werden, die in dem Spectrum der Flüssigkeit fehlen, und umgekehrt. — Es versteht sich von selbst, dass Gläser und farbige Flüssigkeiten erst dann bei Versuchen Verwendung finden dürfen, wenn das Spectrum des durch sie hindurchgehenden Lichts genau bekannt ist. — Glasscheiben verwendet man als Fenster an allseitig geschlossenen undurchsichtigen Kästen, in denen die Pflanzen stehen; farbige Flüssigkeiten können verwendet werden, indem man sie in parallelwandige Flaschen oder Cuvetten einfüllt und diese als Fenster einsetzt. Wenn es nicht darauf ankommt, parallele Lichtstrahlen auf die Pflanze gelangen zu lassen, so ist die bequemste Verwendung farbiger Flüssigkeiten die, dass man sie in den Zwischenraum der beiden Glaswände doppeltrandiger Glasglocken einfüllt, die man dann wie gewöhnliche Glasglocken über die zu beobachtenden Pflanzen stülpt. Bisher waren die wenigen von mir benutzten und nach meinen Angaben von Leibold in Köln gemachten doppelwandigen Glasglocken die einzigen, welche zu Beobachtungen in farbigem Licht von mir, von Kraus, Pfeffer und Reinke verwendet wurden; gegenwärtig liefert jedoch die Handlung von Warmbrunn und Quilitz in Berlin für mässigen Preis ziemlich grosse doppelwandige Glocken.

Zu mikroskopischen Beobachtungen in farbigem Licht verwende ich Kästen, wie den in Fig. 474 dargestellten, an denen jedoch statt der farblosen Glasscheibe eine parallelwandige mit farbigen Flüssigkeiten gefüllte Flasche von oben her als Fenster eingeschoben werden kann.

3) Farbige Flammen, d. h. das Licht von feinzertheilten Körpern, welche in einer nicht leuchtenden Flamme glühen, sind bisher noch nicht zu ausführlichen Untersuchungen an Pflanzen verwendet worden; mir ist nur die eine Angabe von Wolkoff[1] bekannt, dass das Ergrünen étiolirter Keimpflanzen von Lepidium sativum stattfand, als er sie 8 Zoll entfernt von einer nicht leuchtenden Gasflamme 7—8 Stunden lang stehen liess, in welcher sich kohlensaures Natron verflüchtigte und glühte; bekanntlich besteht dieses Licht nur aus solchen Strahlen, deren Brechbarkeit der Fraunhofer'schen Linie *D* entspricht. Aehnlich wie dieses gelbe liesse sich das rothe Licht der Lithionflamme, das blaue des Indiums u. s. w. verwenden, wenn es gelänge, die Intensität der Strahlen hinreichend zu steigern und den Flammen die nöthige Stetigkeit des Leuchtens zu geben.

**§ 9. Elektricität**[2]**.** Die chemischen Vorgänge innerhalb der einzelnen Pflanzenzelle, die mit dem Wachsthum der Zellhäute und Protoplasmagebilde ver-

1) Wolkoff: Jahrb. f. wiss. Botanik 1866. Bd. V, p. 11.

2) Villari in Pogg. Ann. 1868 Bd. 133, p. 425. — Jürgensen in Studien des physiol. Instituts zu Breslau 1861. Heft I, p. 38 ff. — Heidenhain: ebenda 1863. Heft II, p. 65. — Brücke: Sitzungsber. der Wiener Akad. 1862, Bd. 46, p. 1. — Max Schulze: Das Protoplasma der Rhizopoden. Leipzig. 1863. p. 44. — Kühne: Unters. über das Protopl. 1864. p. 96. — Cohn: Jahresber. der schles. Ges. f. vaterl. Cultur 1861. Heft I. p. 24. — Kabsch: bot. Zeitg. 1851.

bundenen Molecularbewegungen, die inneren Veränderungen, auf denen die Thätigkeit des Protoplasma bei der Zellbildung und bei seiner Circulation und Rotation beruht, sind wahrscheinlich mit Störungen des elektrischen Gleichgewichts verbunden, deren thatsächlicher Nachweis durch Experimente bis jetzt aber noch nicht gelungen ist. — Die chemisch verschiedenen Säfte benachbarter Gewebezellen, die Diffusion der Salze und assimilirten Verbindungen von Zelle zu Zelle, und ihre Zersetzung muss ebenfalls elektromotorisch wirken; aber auch dies ist noch nicht direct beobachtet; selbst die bei der Sauerstoffabscheidung aus chlorophyllhaltigen Zellen, bei der Kohlensäurebildung in wachsenden Organen (z. B. den Keimpflanzen) und bei der Transpiration der Landpflanzen wahrscheinlich angeregten elektrischen Störungen sind, obwohl von einigen Physikern untersucht, bis jetzt doch nicht thatsächlich festgestellt oder genauer bestimmt. — Nach den sorgfältigen Beobachtungen von Buff, die von Jürgensen und Heidenhain bestätigt wurden, verhält sich das innere Gewebe der Landpflanze zu ihrer stärker cuticularisirten Oberfläche dauernd negativ elektrisch, die Wurzeloberfläche, von Gewebesäften durchtränkt (wie ein Querschnitt des Gewebes), verhält sich ebenfalls negativ zu der Oberfläche der Stengelglieder und Blätter. Wird eine Pflanze oder ein abgeschnittener Pflanzentheil unter den hier nöthigen Vorsichtsmaassregeln in den Schliessungskreis eines sehr empfindlichen Multiplicators eingeschaltet, so geht ein Strom von der cuticularisirten Oberfläche durch den Leitungsdraht zur Wandfläche oder zur Wurzeloberfläche; es ist dies die Folge der Berührung des Zellsafts der Wurzeloberfläche oder einer Schnittwunde mit dem zur Schliessung des Kreises angewandten reinen Wasser. — Die alkalischen Säfte dünnwandigen Phloëms der Fibrovasalstränge sind von den sauren Säften des Parenchyms umgeben und mit ihnen wohl durch Diffusionsströme verbunden; dieses elektromotorisch gewiss wirksame Verhältniss ist bis jetzt noch nicht in diesem Sinne untersucht[1].

Die im Boden eingewurzelte Landpflanze bietet mit ihren Blättern und Zweigen der Luft eine grosse Oberfläche dar, das Gewebe der ganzen Pflanze ist mit elektrolytischen Flüssigkeiten durchtränkt; dies sind Verhältnisse, durch welche der Körper der Landpflanze geeignet erscheint, elektrische Differenzen zwischen der Erde und der Luft auszugleichen, durch Ströme, welche das Gewebe der Pflanze durchsetzen. Da nun die Luft für gewöhnlich eine andere elektrische Spannung zeigt als die Erde, und dieses Verhältniss mit dem Wetter mannigfach wechselt, so darf man annehmen, dass wahrscheinlich beständig elektrische Ausgleichungen durch die Pflanze hindurch stattfinden; ob diese nun auf die Vegetationsprocesse begünstigend einwirken, ist, sowie das ganze hier angedeutete Verhalten, ebenfalls noch nicht wissenschaftlich untersucht. Die höchst gewaltsamen und zerstörenden Ausgleichungen der Elektricität der Luft und der Erde, welche bei Blitzschlägen durch Bäume hindurch stattfinden, zeigen wenigstens, dass auch geringere Elektricitätsdifferenzen zwischen Luft und Erde sich durch die Pflanzen ausgleichen werden.

p. 358. — Riess: Pogg. Ann. Bd. 69, p. 288. — Buff: Ann. der Chemie und Pharmacie 1854. Bd. 89, p. 80 ff.

1) Sachs: Ueber saure, alkal. und neutr. Reaction der Säfte lebend. Pfl. Bot. Zeitg. 1862. No. 33.

Die Untersuchungen über die Einwirkung elektrischer Erregungen auf die Bewegungen des Protoplasma und der durch Gewebespannung beweglichen Blätter haben bis jetzt zu keinem Resultate von physiologisch sehr erheblichem Werthe geführt, obgleich ausgezeichnete Beobachter sich mit diesem Thema beschäftigt haben. Im Allgemeinen lässt sich nur sagen, dass sehr schwache, constante Ströme oder Inductionsschläge (während kurzer Zeiten) keine sichtbaren Effecte hervorbringen, dass bei einer gewissen Stärke der elektromotorischen Einflüsse Störungen am Protoplasma und den beweglichen Gewebekörpern auftreten, die den durch hohe Temperatur und durch mechanische Eingriffe bewirkten ähnlich sind, dass bei einer noch weiter gehenden Steigerung der Stromstärke endlich das Protoplasma getödtet, die Beweglichkeit der Blätter (hier zuweilen ohne Tödtung derselben) bleibend zerstört wird.

Jürgensen liess die Ströme einer Batterie kleiner Grove'scher Elemente, deren Kraft durch ein Rheochord normirt wurde, auf das Blattgewebe von Vallisneria spiralis unter dem Mikroskop einwirken; der constante Strom brachte, aus einem Element entwickelt, keine sichtbare Wirkung hervor, der volle Strom von 2—4 Elementen bewirkte eine Verlangsamung der Strömung in den Zellen, bei länger dauernder Einwirkung Stillstand; wird die Leitung unterbrochen, wenn die Bewegung nur verlangsamt war, so stellt diese sich nach Verlauf einiger Zeit wieder her, hatte die Protoplasmabewegung in den Zellen ganz aufgehört, so tritt auch bei sofortiger Oeffnung der Kette keine Bewegung mehr ein. Bei dem Aufhören der Bewegung häufen sich die von dem sehr wässerigen Protoplasma fortgeführten Chlorophyllkörner an verschiedenen Stellen zusammen. — Ein durch 30 Elemente erregter Strom bewirkt dauernden Stillstand bei nur momentaner Schliessung. — Die inducirten Ströme wirken ähnlich wie die constanten; die Zahl der in einer Zelleinheit durch die Zellen gehenden Inductionsschläge soll aber keinen erheblichen Einfluss auf die Wirkung haben.

Die Formveränderungen des Protoplasma unter dem Einflusse hinreichend starker elektrischer Ströme sind nach den Beobachtungen Heidenhain's, Brücke's, Max Schultze's, Kühne's denen ähnlich, welche hohe Temperatur nahe an der oberen Grenze und bei Ueberschreitung derselben hervorbringt. Aus den Beobachtungen Kühne's scheint hervorzugehen, dass das Protoplasma ein sehr schlechter Leiter elektrischer Ströme ist, und dass auch die durch solche an bestimmten Stellen des Protoplasma bewirkten Erregungszustände nicht leicht auf andere Stellen fortgepflanzt werden.

Auf die reizbaren Organe der Mimosenblätter, der Staubfäden von Berberis und Mahonia, Centaurea Scabiosa, das Gynostemium von Stylidium graminifolium wirken nach Cohn, Kabsch u. A. schwächere Inductionsschläge wie Erschütterung oder Berührung, die Organe machen die solchen Eingriffen entsprechende Bewegung. Stärkere Inductionsströme, welche die ganze Pflanze durchlaufen, bewirken nach Kabsch an dem Gynostemium von Stylidium Unempfindlichkeit auch für mechanische Reize, nach einer halben Stunde aber trat die Beweglichkeit (Reizbarkeit) wieder ein. — Beachtenswerth ist die Angabe von Kabsch, dass durch stärkere Inductionsschläge, welche die Blättchen von Hedysarum gyrans noch nicht tödten, dennoch die Beweglichkeit derselben für immer vernichtet wird.

## § 10. Wirkungen der Schwere auf Vegetationsvorgänge [1].

Da die Massenanziehung (Gravitation, Schwere) des Erdkörpers ununterbrochen und auf jeden Theil der Pflanzen einwirkt, so muss auch die ganze vegetabilische

1) Das hier Gesagte soll den Anfänger zunächst nur darauf aufmerksam machen, dass und welche Vegetationsvorgänge überhaupt von der Gravitation beeinflusst werden. Die Einwirkung derselben auf die Mechanik des Wachsthums findet im 4. Cap. eine ausführlichere Darstellung; dort ist auch die Literatur angegeben.

Organisation so eingerichtet sein, dass das Gewicht der einzelnen Pflanzentheile den verschiedenen Zwecken des Pflanzenlebens dienstbar erscheint oder doch unschädlich gemacht wird.

Man hat bei der Betrachtung dieser Verhältnisse vor Allem zu unterscheiden zwischen solchen Einrichtungen, welche darauf berechnet sind, das Gewicht der Pflanzentheile überhaupt mit den Zielen des Pflanzenlebens in Uebereinstimmung zu bringen, ohne dass deshalb die Schwerkraft selbst unmittelbar an der Erreichung derartiger Einrichtungen in kenntlicher Weise betheiligt wäre; und andererseits solchen Vegetationserscheinungen, die durch die Schwerkraft mehr unmittelbar hervorgerufen werden, indem diese die Mechanik des Wachsthums beeinflusst.

Zu jener ersten Gruppe von Thatsachen gehört, dass bei aufrechten Stämmen Verzweigung und Belaubung nach verschiedenen Seiten hinreichend gleichmässig vertheilt ist, dass bei grösseren Pflanzen die Festigkeit und Elasticität der Gewebemassen im Stamm durch Holzbildung unterstützt, oder durch andere Einrichtungen (z. B. am Strunk der Musa) erreicht wird. Wie aber bei den Organismen ähnliche Zwecke ganz gewöhnlich durch sehr verschiedene Mittel erreicht werden, so können auch dünne, zarte, holzarme Stämme, indem sie sich an festen Stützen emporwinden oder durch Hilfe von Ranken, Haken, Stacheln u. s. w. hinaufklettern, sich vor dem Umsinken schützen und ihre Belaubung dem Licht aussetzen. Einen ähnlichen Sinn haben offenbar die verschiedenen Schwimmvorrichtungen der Wasserpflanzen, die Flugapparate der Samen und Früchte. In allen diesen Fällen ist die Organisation ganz offenbar darauf berechnet, das Gewicht der Pflanzentheile dem Leben dienstbar, oder es dafür unschädlich zu machen; obwohl man nicht behaupten kann, dass die Schwere sich bei der Holzbildung, bei der Reizbarkeit der Ranken, an der Bildung der Flugapparate betheiligt; vielmehr bleibt auch hier nur die eine in der Darwin'schen Descendenztheorie liegende Erklärung übrig, dass unter dem Einfluss lange fortgesetzter natürlicher Zuchtwahl endlich nur solche Organisationen als existenzfähig sich erhielten, bei denen alle Einrichtungen, indem sie zugleich den übrigen Anforderungen des Lebens genügen, auch so getroffen sind, dass das Gewicht der Theile unschädlich oder gar nutzbar gemacht ist. Eine unmittelbare Mitwirkung der Schwere bei den entsprechenden Organisationsvorgängen ist dabei weder zu vermuthen, noch durch irgend eine Beobachtung wahrscheinlich.

Einer ganz unmittelbaren Einwirkung der Schwere unterliegt dagegen das Längenwachsthum junger Pflanzentheile, sobald die Längsaxe des wachsenden Organs schief zur Richtung des Erdradius, also zugleich zur Richtung der Schwere, geneigt ist. In diesem Falle wird das Längenwachsthum des schiefgeneigten Organs auf der Ober- und Unterseite verschieden und zwar um so mehr, je mehr der Winkel, unter dem die Wachsthumsaxe die Richtung der Schwere schneidet, sich einem Rechten nähert; je nach der Natur des Organs und seiner Bedeutung im Haushalt der Pflanze, erfolgt diese Veränderung aber so, dass entweder die Oberseite stärker als die Unterseite, oder umgekehrt diese stärker als jene wächst. So wird an schief oder horizontal gestellten Organen eine abwärts oder aufwärts concave Krümmung durch den Einfluss der Schwere auf das Längenwachsthum herbeigeführt, die sich so lange steigert, bis das freie, fortwachsende Ende senkrecht abwärts oder aufwärts gerichtet ist; jenes z. B. bei den Hauptwurzeln,

dieses bei sehr vielen Hauptstämmen; bei Seitenzweigen, Blättern, Nebenwurzeln machen sich ähnliche Effecte geltend, jedoch schwächer; innere Vegetationsverhältnisse oder das Gewicht der überhängenden Theile, oder Lichtwirkungen streben dem durch die Schwere herbeigeführten Effect entgegen, so dass Gleichgewichtslagen der Organe zu Stande kommen, in denen sie horizontal oder schief zur Richtung der Schwere stehen.

So wird die senkrechte Richtung der Hauptwurzeln und Hauptstämme, die schiefe Richtung ihrer seitlichen Auszweigungen von der Schwere allein oder doch mit bestimmt, so lange diese Theile noch im Längenwachsthum begriffen sind; wenn sie später verholzen oder doch zu wachsen aufhören, behalten sie die einmal gewonnene Lage bei. Legt man daher eine wachsende, im Boden (innerhalb eines Topfes) eingewurzelte Pflanze horizontal, so bleiben die ausgewachsenen Theile in dieser Lage, während die Spitze der Hauptwurzel sich abwärts, die wachsenden Internodien des Stengelendes sich aufwärts krümmen, Blätter, Zweige und Nebenwurzeln ebenfalls Krümmungen machen, bis sie ungefähr dieselben Winkel zum Horizont einnehmen, wie vor der Störung ihrer Lage; die Stellen, welche in Wachsthum begriffen waren, als die Lagenänderung stattgefunden hat, sind durch die entsprechenden Krümmungen bezeichnet, welche durch den Einfluss der Schwere auf das Wachsthum veranlasst wurden.

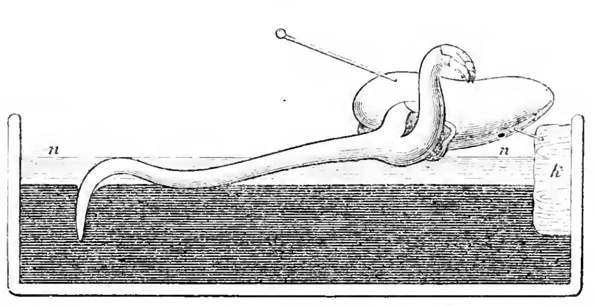



Fig. 477. Eine Keimpflanze von Vicia Faba, deren Wurzel und Keimstengel gerade waren, so gelegt, dass die Wurzelspitze auf dem Quecksilberniveau (in der Fig. schwarz) fast horizontal lag und in dieser Stellung mit der Nadel an dem Kork *k* festgesteckt; *n n* Wasserschicht auf dem Quecksilber. Die Fig. zeigt die Keimpflanze ungefähr 21 Stunden später: die Wurzel hat sich an ihrem wachsenden Theil scharf abwärts gekrümmt, so dass die Spitze senkrecht in das Quecksilber eindringt; der Widerstand, den sie dabei erfährt, zeigt sich an der Form der Wurzel hinter dem abwärts gekrümmten Theil; der Stengel hat sich an seinem Basaltheil scharf aufgerichtet: die nickende Lage der Knospe ist unabhängig von der Schwere, eine Nutationserscheinung.

Indem wir die Betrachtung der inneren Vorgänge bei diesen Krümmungen auf das 4. Kapitel verschieben, soll hier nur der Beweis geliefert werden, dass dieselben wirklich durch den Einfluss der Schwere auf das Wachsthum hervorgerufen werden. Der Beweis lässt sich in zweierlei Form erbringen.

1) Gleichartige Pflanzen zeigen überall auf der Oberfläche der Erdkugel dieselben Stellungen ihrer Theile zum Horizont, also auch zur Lage des Erdradius ihres Wohnplatzes; thatsächlich also wachsen die aufrechten Stämme, z. B. der Tannen in Südamerika nach ganz anderen Richtungen als bei uns; die Wachsthumsaxen würden abwärts verlängert, sich im Mittelpunct (Schwerpunct) der Erde schneiden und selbst Radien des Erdkörpers darstellen. Daraus aber folgt ohne Weiteres, dass die Wachsthumsrichtung dieser Stämme von einer Kraft bestimmt werden muss, die in einer ganz bestimmten Beziehung zur Lage des Schwerpunctes der Erde steht. Es giebt aber nur eine solche Kraft, eben die Schwerkraft, die Massenanziehung der Erde. Dasselbe gilt von den horizontalen oder schiefen Zweigen, Blättern und Wurzeln, da diese ihrerseits bestimmte Winkel mit dem Hauptstamm einschliessen.

2) Die Gravitation oder Schwere unterscheidet sich von anderen Kräften dadurch, dass sie unabhängig von der Qualität (chemischen und sonstigen Beschaffenheit der Materie, nur von der Masse derselben bedingt ist; dasselbe Verhalten macht sich aber auch bei der Centrifugalkraft geltend. Wird nun, wie Knight[1]) zuerst gezeigt hat, eine wachsende Keimpflanze in hinreichend rasche Rotation versetzt, so dass Centrifugalkraft in merklichem Grade hervorgerufen wird, so wirkt diese wie die Schwere auf die verschiedenen Theile ein, d. h. die sonst der Schwere folgenden Theile nehmen jetzt die Richtung der Centrifugalkraft und wachsen auswärts, hinweg von dem Rotationscentrum (so die Hauptwurzel), während die sonst der Schwere entgegen (aufwärts) wachsenden Stengel die Richtung nach dem Rotationscentrum einschlagen, d. h. auch hier der wirkenden Kraft entgegenwachsen. Besonders deutlich wird die Thatsache, wenn man keimende Samen, deren Wurzel und Stengel vorher senkrecht in einer Flucht gewachsen waren, nun auf einer rotirenden Scheibe (unter Glasverschluss geschützt vor Verdunstung) so befestigt, dass die bisherige Wachsthumsaxe eine tangentiale Richtung hat; die angewachsenen Theile behalten dieselbe auch während der Rotation, wogegen die im Wachsthum begriffenen Stellen sich krümmen und zwar so, dass die Wurzelspitze nach aussen, die Stengelspitze nach innen (dem Rotationscentrum zu) gekehrt wird. Geschieht die Rotation in horizontaler Ebene, so wirkt neben der Centrifugalkraft auch die Schwere der wachsenden Theile ein und die Richtung von Stengel und Wurzel wird eine aus der Richtung und Grösse beider Kräfte resultirende schiefe; durch sehr rasche Rotation jedoch ist es möglich, die Centrifugalkraft so zu steigern, dass die Wachsthumsaxe beinahe genau horizontal wird. — Befestigt man dagegen die keimenden Samen an einer in senkrechter Ebene rotirenden Scheibe, so wird jede Seite des wachsenden Organs nach und nach in sehr kurzen Zeiten durch die Drehung nach oben, unten, rechts, links, gewendet; die Wirkungen der Schwere treffen also alle Seiten gleichmässig, d. h. das Wachsthum des Organs ist der sich in der Zeit summirenden Wirkung der Schwere entzogen; die Centrifugalkraft wirkt daher ganz allein auf die wachsenden Stellen, und die Wurzel richtet sich, auch bei geringer Drehungsgeschwindigkeit der Scheibe, radial nach aussen, die Keimknospen nach innen (zum Rotationscentrum). Lässt man die Drehung in senkrechter Ebene (um horizontale Axe) jedoch, wie ich zuerst gezeigt habe[2]), sehr langsam stattfinden, so dass gar keine Centrifugalkraft zu Stande kommt, (ruckweise Drehungen, bei 5—10 Ctm. Radius eine Drehung in 10—20 Minuten), so wachsen die Organe weder in der Richtung der Schwere noch in der der Centrifugalkraft, sondern gradeaus in denjenigen Richtungen, welche man ihnen bei der Befestigung im Recipienten zufällig gegeben hatte. Dabei zeigt sich aber, dass Organe, die sonst gerade fortwachsen, sich oft in einer von äusseren Kräften ganz unabhängigen Ebene krümmen, was nur durch innere Wachsthumsursachen, die ungleich um die Wachsthumsaxe vertheilt sind, bewirkt werden kann. So z. B. liegen Hauptwurzel und Stengel unter solchen Bedingungen gekeimter Samen (Faba, Pisum, Fagopyrum, Brassica) nicht in einer Flucht, sondern ihre resp. Wachsthumsaxen schneiden sich unter einem Winkel bis zu 90°, indem die Vorderseite der Stengelbasis stärker wächst

1) Knight: Philosoph. transactions 1806. Th. II, p. 99.

2) Würzburger medic.-physik. Gesellsch. 16. März 1872.

als die Hinterseite und eine Krümmung entsteht. Es leuchtet ein, dass die Richtung der an der Hauptwurzel entstehenden Nebenwurzeln, sowie der Blätter am Stengel ebenfalls nur durch innere Wachsthumsursachen unter diesen Verhältnissen bewirkt wird. Erst so erfährt man, welche gegenseitige Richtungen und Formen die Organe annehmen ohne die Einwirkung des Zuges, den die Massenanziehung der Erde oder die Centrifugalkraft ausübt, um ohne heliotropische Krümmungen, welche bei diesen Versuchen ohnehin nicht auftreten können.

---

## Viertes Kapitel.

# Mechanik des Wachsens.

§ 11. Begriffsbestimmung. Das Wachsen der Krystalle ist Volumenzunahme durch Apposition gleichartiger Theile nach bestimmten Richtungen hin. Bei den Pflanzen ist der Vorgang, den wir Wachsen nennen, viel complicirter: das Wort hat hier einen anderen Sinn, je nachdem es sich um das Wachsen eines Stärkekorns, eines Stückes Zellhaut, eines Chlorophyllkorns, einer ganzen Zelle oder eines vielzelligen Organs handelt. Gemeinsam ist allerdings allen diesen Vorgängen, dass sie in letzter Instanz auf Einschiebung neuer Moleküle zwischen die schon vorhandenen, also auf Intussusception, und dem entsprechender Volumen- und Massen-Zunahme der wachsenden Theile beruhen, wie im § 1 des III. Buches auseinandergesetzt wurde. Aber schon bei den so einfachen Gebilden, wie Stärkekörnern und einzelnen Zellhautstücken stösst man auf unüberwindliche Schwierigkeiten, wenn man es versucht, sich die Mechanik des Wachsthums in allen Einzelheiten klar zu machen, und keineswegs reicht das bisher Bekannte aus, um eine zusammenhängende Theorie des Wachsthums der ganzen Zelle, oder eines vielzelligen Organs zu liefern. Es kann sich bei dem gegenwärtigen Stand der Wissenschaft vielmehr nur darum handeln, die Wachsthumsvorgänge, ihre Ursachen und Wirkungen im Einzelnen empirisch zu verfolgen und dann, soweit es eben gelingt, uns bestimmtere und zusammenhängende Vorstellungen von einzelnen Wachsthumsvorgängen zu bilden, indem wir dabei die rein formalen Verhältnisse, auf welche die Morphologie ausschliesslich reflectirt, als bekannt voraussetzen und als letztes Ziel der Forschung die zu gewinnende Einsicht in die Mechanik des Wachsthums im Auge behalten. Muss nun die Lösung dieser schwierigen Aufgabe einer, gewiss noch fernen, Zukunft vorbehalten bleiben, so ist es dagegen Aufgabe einer übersichtlichen Darstellung der Vegetationserscheinungen, welche das vorliegende Buch beabsichtigt, die bekannten Erfahrungen über das Wachsthum in dem angegebenen Sinne zusammenzustellen. Aber auch hierbei stossen wir schon auf die Schwierigkeit, dass das Wort »Wachsen« zur Bezeichnung sehr verschiedener Vorgänge angewendet wird, ohne dass es bisher jemand unternommen hätte, dem Worte einen bestimmt definirten Begriff unterzulegen. Jedenfalls wird das Wort überall und nur da bei Pflanzen (und Thieren) angewendet, wo durch innere, von der Organisation bedingte Ursachen Veränderungen der Gestalt oder des Volumens oder beider hervorgerufen werden, wobei, wie wir wissen, immer bestimmte äussere Ursachen, wie Wärme, Schwere, Licht, Nährstoffe, Wasser u. s. w. die organischen Vorgänge anregen und unterhalten. Ge-

stalt- oder Volumenveränderungen von Pflanzentheilen, wobei diese sich äusseren Kräften gegenüber ganz passiv verhalten, wo nicht ein organisatorischer Process mitwirkt, würde man nicht als Wachsthum bezeichnen; so z. B. wäre es kein Wachsthum, wenn durch blosse Dehnung, Druck, Zerrung oder Biegung etwa mit den Händen, die Länge und Form eines Internodiums oder einer Wurzel verändert wird; wohl aber könnten durch die äusseren Einwirkungen, denen der Pflanzentheil zunächst nur ganz passiv unterliegt, unter Umständen innere Veränderungen hervorgerufen werden, welche, mit organisatorischen Vorgängen verbunden, ächtes Wachsthum oder Veränderungen desselben herbeiführen. Unter organisatorischen Vorgängen aber verstehe ich solche innere Veränderungen, welche 1) von der specifischen eigenthümlichen Organisation des betreffenden Pflanzentheils mit bedingt sind, derart, dass jede äussere Anregung nur nach Maassgabe dieser überhaupt verändernd einwirken kann, und welche 2) eine bleibende Veränderung der organisirten Theile zur Folge haben, die nicht durch die entgegengesetzten äusseren Einflüsse ohne Weiteres wieder rückgängig gemacht wird. Wenn z. B. die Erhebung der Temperatur über den specifischen Nullpunct (§ 7) die Volumenzunahme der bereits mit Wasser vollgesogenen Keimtheile bewirkt hat, so werden dieselben bei einem darauf folgenden Sinken der Temperatur unter diesen Punct, nicht wieder auf ihr früheres Volumen eingezogen, sondern sie bleiben, wie sie bei der höheren Temperatur geworden sind; der Process wird nicht rückgängig gemacht, er hört nur auf fortzuschreiten; dabei zeigt die mikroskopische und sonstige Untersuchung, dass die innere Organisation, den specifischen Eigenschaften der Pflanze entsprechend, sich bleibend verändert hat. Lässt man dagegen einen Stengel durch Wasserverlust welken, so wird er kürzer und hört auf zu wachsen, nimmt er dann Wasser auf, so wird er länger und dicker und beginnt zu wachsen. Die Verkürzung bei dem Welken und die Verlängerung bei der Wasseraufnahme sind blosse physikalische Erscheinungen, die bei dauernder Turgescenz eintretende Verlängerung und Verdickung des Organs aber kann wirklich auf Wachsthum beruhen, indem unter Mitwirkung der Turgescenz die Organisation bleibend und der specifischen Natur der Pflanze entsprechend verändert wird. Auf dauernder, bleibender und specifisch eigenthümlicher Veränderung der Organisation beruht es ferner, wenn eine Ranke durch den leisen Druck der Stütze veranlasst, auf dieser Seite sich weniger, auf der freien Gegenseite sich stärker verlängert; die dadurch bewirkte Krümmung wird, wenn sie lange genug gedauert hat, nicht wieder ausgeglichen; das ganze Phänomen ist daher eine Wachsthumserscheinung. Wenn sich dagegen das Bewegungsorgan eines Mimosenblattes nach erfolgter Erschütterung abwärts krümmt, um sich später wieder aufwärts zu krümmen, so wird dies zwar durch die eigenthümliche Organisation vermittelt, die jedesmalige Veränderung ist aber keine Veränderung der Organisation selbst und zudem auch nicht bleibend, da sie durch andere Umstände völlig rückgängig gemacht wird; die Reizbarkeit der Mimosenblätter beruht also nicht auf einer Veränderung des Wachsthums durch den Reiz (hier z. B. die Erschütterung), während die Fähigkeit der Ranken, Stützen zu umwinden, zwar auch auf Reizbarkeit beruht, aber auf einer solchen, welche eine Veränderung der Wachsthumsvorgänge zur Folge hat.

Nimmt man, wie es dem Sprachgebrauch angemessen erscheint, in den Begriff des Wachsens als Attribut auch die Massenzunahme auf, so ist wohl zu be-

achten, dass alsdann die wissenschaftlich genaue Anwendung des Begriffs besondere Aufmerksamkeit erfordert; denn wenn man schlechthin sagt, eine Pflanze, oder auch nur ein umfangreicherer Pflanzentheil wachse, so ist unter Umständen doch eine Massenabnahme des Ganzen damit verbunden, so z. B. wenn in Luft aufgehängte Zwiebeln oder Samen Keime austreiben; in diesem Falle wächst eben nicht das Ganze, sondern nur junge Theile auf Kosten älterer, die zudem noch Wasserdampf und Kohlensäure an die Luft abgeben. Es ist daher nöthig, die wachsenden Theile von den mit ihnen zusammenhängenden nicht wachsenden genau zu unterscheiden.

Es kommen jedoch auch Formveränderungen an Pflanzentheilen vor, welche nicht mit Massenzunahme, zuweilen sogar mit Abnahme verbunden sind, die aber dennoch auf einer bleibenden nicht rückgängig zu machenden Aenderung der Organisation beruhen: so z. B. verlängert sich das frei gelegte Mark der Internodien an allen Puncten seiner Länge selbst Tage lang, auch wenn es in nicht gesättigter Luft Wasser durch Verdampfung verliert. Es scheint kaum zweckmässig, diese und ähnliche Erscheinungen von dem Begriff des Wachsens auszuschliessen und so müsste man sich dazu verstehen, Wachsthum mit und ohne Massenzunahme zu unterscheiden; in diesem letzten Falle würde das Wachsthum auf eine blosse Formänderung hinauslaufen, die ihrerseits auf einer Umlagerung der kleinsten Theilchen beruhte. Wie nicht jede Volumenzunahme eines Stärkekorns, oder einer Zelle als Wachsthum zu deuten ist, insofern dieselbe durch blosse Quellung verursacht sein kann und durch Wasserverlust rückgängig zu machen ist, so wird auch nicht jedes Wachsthum einer einzelnen Zelle nothwendig und ohne Weiteres mit Volumen- und Massenzunahme verbunden sein müssen, insofern einzelne Theile der Zelle sich verkleinern können, um das Material zur Vergrösserung anderer Theile herzugeben. Die Zelle als Ganzes betrachtet ändert dann nur ihre Form, und ist diese Aenderung durch innere organisatorische Processe mitbedingt, so wird man sie als eine Art Wachsthum betrachten dürfen. Auszuschliessen von dem Begriff des Wachsthums sind dagegen solche Form- und Volumenänderungen der Zellen, welche nur gelegentlich eintretend vollständig rückgängig gemacht werden können, wie es bei den Bewegungsorganen reizbarer und periodisch beweglicher Blätter vorkommt.

Ein bei Nichtphysiologen und Anfängern häufig wiederkehrender Irrthum verwechselt gern die Begriffe Wachsthum und Ernährung oder hält beide Begriffe für identisch. Nun ist es freilich gewiss, dass jedes Wachsthum mit Zufuhr von Baustoffen oder Nährstoffen an die wachsenden Stellen verbunden sein muss; allein diese Nährstoffe werden gewöhnlich aus älteren Theilen, wo sie bis dahin unthätig waren, entnommen, das aus wachsenden und nicht wachsenden Theilen bestehende Ganze (eine in der Luft hängende und austreibende Zwiebel) braucht als solches keineswegs von aussen her ernährt zu werden. Daher ist das Wachsthum gewisser Theile auch kein Zeichen stattfindender Ernährung des Ganzen. Noch weniger aber ist die stattfindende Ernährung von aussen nothwendig mit Wachsthum verbunden; gerade die eigentlichen Ernährungsorgane, die grünen Blätter im fertigen Zustande, wachsen nicht, während sie den Ernährungsprocess besorgen. Beide Processe können zeitlich und räumlich, d. h. in derselben Zelle zusammenfallen, können aber auch zeitlich und räumlich getrennt sein, und dies ist sogar der gewöhnliche Fall, wie aus § 5 hinreichend zu ersehen ist.

§ 12. Verschiedene Ursachen des Wachsens. Das Wachsen findet, wie überhaupt die Lebensthätigkeit, nur dann statt, wenn gewisse äussere Umstände in günstiger Weise zusammentreffen; als solche sind für das Wachsthum in allen Fällen zu bezeichnen: die Gegenwart von assimilirten Nährstoffen, von Wasser, sauerstoffhaltiger Luft, einer hinreichend hohen Temperatur. Treffen diese Bedingungen oder Ursachen zusammen, so können einzelne Zellen oder ganze Gewebemassen wachsen, vorausgesetzt, dass sie vermöge ihrer Organisation überhaupt wachsthumsfähig sind oder wachsthumsfähige Theile besitzen. Ausserdem können aber, wie wir schon aus dem vorigen Kapitel wissen, noch andere Umstände das Wachsthum, wenn auch nicht hervorrufen oder völlig vernichten, doch es verlangsamen und beschleunigen oder es sonstwie verändern; so das Licht, die Schwere (Gravitation), Druck und Zug. Man könnte jene zuerst genannten als nothwendige, diese letzteren als Lebensbedingungen des Wachsthums bezeichnen. Dabei tritt noch der Unterschied hervor, dass die nothwendigen Bedingungen zugleich ganz allgemein bei jedem Wachsthum zusammentreffen müssen, die Nebenbedingungen überhaupt nur modificirend eingreifen, auch dies nur in gewissen Fällen thun und bei verschiedenen Theilen derselben Pflanze, sowie bei den gleichnamigen Theilen verschiedener Pflanzen in sehr verschiedener Weise sich geltend machen.

Die erwähnten allgemeinen wie die Nebenbedingungen des Wachsens werden der Pflanze, durch die Zustände ihrer Umgebung dargeboten, ihr von aussen her aufgenöthigt oder entzogen. Wir können sie daher als äussere Bedingungen oder Ursachen des Wachsthums zusammenfassen, im Gegensatz zu den durch die Organisation gegebenen inneren Wachsthumsbedingungen. Das Vorhandensein der letzteren macht sich zunächst und in augenfälligster Weise darin geltend, dass jeder Pflanzentheil nur während einer gewissen Zeit im Stande ist zu wachsen; ist diese Zeit (der Jugend und Entwickelung) vorbei, so wächst er nicht mehr, auch wenn alle Wachsthumsbedingungen in günstigster Weise zusammentreffen. Es zeigt dieses, dass mit dem Wachsen die innere Organisation Veränderungen erfährt, welche endlich die Fortsetzung desselben Processes unmöglich machen. — Aber auch die noch wachsenden Organe lassen sofort eine gewisse Unabhängigkeit der Qualität ihres Wachsthums von äusseren Bedingungen erkennen; ein Eichenblatt wächst ein für allemal anders als ein Ulmenblatt, eine Eichenfrucht anders als eine Eichenwurzel; die Verschiedenheit dieser Wachsthumsvorgänge macht sich ohne Weiteres in der verschiedenen Form und sonstigen Qualität der Organe geltend, und keine Combination äusserer Bedingungen ist im Stande, einer Wurzel durch verändertes Wachsthum die Form eines Blattes, einem Eichenblatte die Structur eines Ulmenblattes zu geben. Es giebt also gewisse innere Bedingungen des Wachsthums, welche nicht wie das Altern der Organe und wie die nothwendigen äusseren Bedingungen darüber entscheiden, ob überhaupt Wachsthum stattfinden soll, ob es rasch oder langsam verläuft, sondern darüber, wie es verläuft, welche specifisch bestimmte Organisation durch das Wachsen erzielt werden soll. Letzteres hängt ganz allein davon ab, aus welcher Mutter- und Vaterpflanze ein gegebenes Pflanzenindividuum entstanden ist, oder mit anderen Worten, welcher Species und Varietät das betreffende Individuum angehört. Die Abstammung entscheidet über die specifische Qualität des Wachsthums, alle übrigen Bedingungen dagegen entscheiden nur darüber, ob

das Wachsthum überhaupt und mit welcher Geschwindigkeit und Energie es stattfinden wird. Diese inneren, der Pflanze angeborenen Bedingungen der Qualität ihres Wachsthums sind etwas historisch Gegebenes, das einmal vorhanden, nicht mehr umgestossen oder ohne Weiteres rückgängig gemacht werden kann, im Gegensatz zu den äusseren Bedingungen, welche bald hervorgerufen, bald beseitigt werden können. Wir dürfen daher die inneren und die äusseren Wachsthumsbedingungen auch als historische und physikalische unterscheiden: gewöhnlich jedoch werden die historisch erworbenen Eigenschaften einer Pflanze als ererbte bezeichnet; gegen welchen Ausdruck nichts einzuwenden ist, wenn man nur nicht, wie es nicht selten in neuerer Zeit geschieht, die Erblichkeit als eine Art Naturkraft betrachtet, die einer weiteren Analyse nicht mehr bedürfe. Denn mit der Unterscheidung erblicher, d. h. historisch überkommener von physikalischen Wachsthumsbedingungen soll überhaupt nicht gesagt sein, dass jene nicht auch physikalischen Vorgängen ihre Existenz verdanken, sondern nur, dass ausser dem zufälligen Zusammentreffen physikalischer Bedingungen auch gewisse Eigenschaften maassgebend sind, welche die Pflanze im embryonalen Zustand (im weitesten Sinne des Worts) in Form bestimmter Organisationsverhältnisse durch den Einfluss der Mutter- und Vaterpflanze überkommen hat.

Diese Andeutungen müssen hier genügen; die angeregte äusserst schwierige Frage ist zwar durch weit ausgeholte, subtile Begriffsunterscheidungen klar zu legen, aber nicht befriedigend zu beantworten.

Der experimentalen Untersuchung unmittelbar zugängig sind nun blos die physikalischen oder äusseren Ursachen des Wachsthums, indem wir die inneren erblichen einfach als etwas Gegebenes und in der Hauptsache Unveränderliches betrachten müssen; denn wenn es auch gelingt, manche mechanische und chemische Eigenschaften des Gewebes durch äussere Einflüsse zu verändern, so trifft dieses doch niemals den eigentlichen Kern der erblichen Merkmale, wie auch umgekehrt Veränderungen der letzteren, die man als Variationen bezeichnet, ihrerseits niemals durch directe äussere Einwirkungen, sondern nur durch unbekannte innere Veränderungen hervorgerufen werden. Da nun also das specifisch Eigenthümliche der Organisation eines Pflanzentheils etwas uns in seinem Wesen völlig Unbekanntes ist, so muss jede Untersuchung der Wachsthumsvorgänge sich damit begnügen, zu zeigen, wie sie bei constanten inneren Bedingungen verlaufen, welche angebbaren Veränderungen die physikalischen Einwirkungen an den Wachsthumsvorgängen hervorbringen. Man darf sich daher auch nicht wundern, wenn wir hier bei Einwirkung bekannter äusserer Ursachen (des Lichts, der Schwere u. s. w.) Effecte an den Pflanzen hervortreten sehen, die dem an rein physikalische Vorgänge Gewöhnten ganz unerhört scheinen; diese Verwunderung schwindet aber, wenn man beachtet, dass die specifische Organisation eines Pflanzentheils selbst einen Complex von Ursachen repräsentirt, den wir gegenwärtig weder analytisch und synthetisch verändern und daher nicht beurtheilen können. Gerade in der beständigen Beachtung dieses nun einmal gegebenen Unbekannten, durch welches die physiologischen Effecte so ganz anders ausfallen als die rein physikalischen, liegt der Unterschied der Physiologie und Physik. In ganz besonders auffallender Weise aber macht sich der in der angeerbten Organisation liegende Complex von Wachsthumsbedingungen darin geltend, dass dieselbe äussere Ursache an specifisch verschiedenen Pflanzen, ja an verschiedenen Theilen der-

selben Pflanze oft ganz entgegengesetzte Effecte hervorbringt. Ebenso nöthig zum richtigen Verständniss der Vegetationserscheinungen ist die Unterscheidung directer und indirecter, oder unmittelbarer und mittelbarer Einwirkungen der äusseren Ursachen auf das Wachsen. Da nämlich das Wachsen zunächst immer von der Gegenwart gewisser assimilirter Nährstoffe abhängt, so können unter Umständen Licht und Temperatur oder andere äussere Ursachen das Wachsthum insofern mittelbar beeinflussen, als von ihnen zunächst auch die Bildung und Bewegung der Baustoffe abhängt. Ausserdem aber ist es denkbar und wahrscheinlich, dass auch die mechanischen Vorgänge der Intussusception selbst, auf denen das Wachsthum ganz unmittelbar beruht, von jenen und anderen Ursachen modificirt wird, deren Eingriff also dann ein unmittelbarer bezüglich des Wachsthums ist. Mittelbar kann ferner das Wachsthum eines Theils durch das Wachsen oder die Wegnahme eines anderen Theils befördert oder gehindert werden.

Uebrigens ist das in den angeerbten Eigenschaften der Organismen liegende Unbekannte keineswegs ohne Analogie in der unorganischen Natur; auch die Chemiker und Physiker mussen die Eigenthümlichkeiten der Elementarstoffe einstweilen als etwas Gegebenes und an sich Unbekanntes hinnehmen. Der Complex von Eigenschaften, durch den sich ein für allemal ein Eisentheilchen von einem Sauerstofftheilchen unterscheidet, ist ebenso unbekannt und viel unveränderlicher als der Complex von physiologischen Ursachen, der die angeerbten Eigenschaften einer Eiche von denen einer Tanne unterscheidet.

Was die oben gebrauchte Bezeichnung historischer Eigenschaften für die angeerbten specifischen Eigenthumlichkeiten der Pflanze betrifft, so ist dieser Ausdruck im Sinne der Descendenztheorie nicht metaphorisch, sondern in seiner eigentlichen Bedeutung zu nehmen: die specifischen Eigenschaften, welche das Wachsthum jedes Organs qualitativ bestimmen, sind nach und nach im Laufe der Zeiten, d. h. in der Aufeinanderfolge der Generationen entstanden, wofür im letzten Capitel dieses Buches die Hauptbeweise angedeutet werden; hier sei nur das hervorgehoben, dass die Annahme des historischen Werdens der specifischen Eigenschaften die einzige Möglichkeit eröffnet, dereinst eben diese specifischen Eigenschaften nach den Gesetzen der Causalitat im Einzelnen zu verstehen, wenn dies auch gegenwartig nur erst in den allgemeinsten Umrissen möglich ist.

Die hier gebrauchte Anwendung der Worte historisch und physikalisch könnte sich der Anfänger ubrigens etwa in folgender Weise an einem anderen Objecte verständlich machen. Die Natur der geologischen Formationen der Erdrinde ist wesentlich nur historisch begreiflich, weil nur an bestimmten Orten und zu bestimmten Zeiten die Bedingungen zusammentrafen, welche z. B. den Quadersandstein, oder den devonischen Schiefer erzeugten. Die Entstehung dieser Gesteine beruht in jeder Einzelheit auf physikalischen und chemischen Vorgangen, nur mussten gewisse andere physikalische Veränderungen der Erdrinde vorausgegangen sein, damit gerade diese Gesteine an diesen Orten zu dieser Zeit entstehen konnten. Die Entstehung eines Kochsalzkrystalls dagegen kann zu jeder Zeit beliebig hervorgerufen werden, indem man die Bedingungen dazu willkürlich combinirt. Krystallpseudomorphosen konnen im Grunde ebenfalls nur historisch erklärt werden, obgleich es gewiss ist, dass dabei die bekannten physikalischen und chemischen Eigenschaften der Stoffe allein thatig sind.

Man sieht also, und das ist der Zweck dieser Bemerkung, dass die historische Erklärung einer Naturerscheinung nicht ihre physikalische Erklärbarkeit ausschliesst, sondern sie involvirt, und dieser Satz ist auf die angeerbten oder historisch gewordenen Eigenschaften der Pflanzenspecies anzuwenden, wenn auch die Anwendung in praxi viel schwieriger ist, als in jenen Fallen der unorganischen Natur.

§ 13. Allgemeine Eigenschaften wachsender Pflanzentheile [1]. Von der Betrachtung derselben können wir die in Zellen vorkommenden echten Krystalle ganz ausschliessen, da sie sich in ihren allgemeinen Eigenschaften von den ausserhalb der Pflanze vorkommenden nicht unterscheiden. Dagegen zeigen die organisirten Elementargebilde, das Protoplasma, der Kern, die Chlorophyllkörner, Stärkekörner und Zellhäute Eigenschaften, die sie vor allen unorganischen Körpern voraushaben. Sie sind 1) sämmtlich quellungsfähig, d. h. im Stande, Wasser oder wässrige Lösungen mit solcher Kraft zwischen ihre festen Partikeln aufzunehmen, dass diese dadurch aus einander gedrängt werden; das ganze Gebilde gewinnt dadurch an Umfang und kann dabei auf seine Umgebung namhafte Druckwirkungen geltend machen. Wird dem gequollenen organischen Körper Wasser irgendwie entzogen, so rücken seine Theile näher zusammen und zwar auch dies mit solcher Kraft, dass das Ganze auf benachbarte und mit ihm verbundene Theile namhafte Zerrungen ausüben kann, wie z. B. das Aufspringen austrocknender Kapseln zeigt. Kann somit die Quellung und Austrocknung der organisirten Theile auf ihre Umgebung, d. h. zunächst auf andere organisirte Theile formändernd einwirken, so ist die Quellbarkeit von noch grösserer Bedeutung insofern, als in ihr die Möglichkeit des allgemeinen Säfteaustausches innerhalb der einzelnen Zelle wie ganzer Gewebemassen gegeben ist; damit das Wachsthum durch Intussusception stattfindet, müssen die aufgelösten Baustoffe durch Imbibition zwischen die Partikeln der wachsenden Gebilde eintreten können und daselbst chemische Processe stattfinden, welche aus den gelösten Baustoffen feste Partikeln zwischen den vorhandenen erzeugen, durch welche die organische Masse ihr Volumen und ihre Gestalt ändert (§ 1 des III. Buches).

2) Eine zweite allgemeine Eigenschaft der organisirten Theile besteht darin, dass sie unter ganz gleichen äusseren Bedingungen, nur veranlasst durch innere Veränderungen, ihre Formen ändern; fast jedes Wachsthum ist mit Formveränderungen verbunden. Wir können diese Thatsachen dadurch kürzer bezeichnen, dass wir den organisirten und noch wachsthumsfähigen Gebilden innere Gestaltungskräfte oder Gestaltungstriebe zuschreiben, wobei freilich nicht zu vergessen ist, dass damit nur ein Wort für einen noch unbekannten Complex von Ursachen gegeben ist. Vermöge dieser inneren Gestaltungsursachen sind die organisirten Gebilde ebenfalls im Stande Widerstände zu überwinden; so gelingt es z. B. den ihre Form beständig ändernden Plasmodien trotz ihrer anscheinend breiartigen, jedenfalls sehr weichen Beschaffenheit, ihr eigenes Gewicht überwindend, an festen Körpern empor zu kriechen; ebenso geschieht das Wachsthum des Holzes mit Kräften, welche den sehr beträchtlichen Druck der umgebenden Rinde überwinden.

3) Wenn nun aber auch die inneren Ursachen der Gestaltungsvorgänge im Stande sind, gewisse Hindernisse zu überwinden, so ist doch andererseits gewiss, dass das Wachsthum seinerseits auch von äusseren Einwirkungen, welche die Formen fester Körper verändern können, wie Druck, Zug, Dehnung, Biegung, mit beeinflusst wird. Die hierüber vorliegenden Beobachtungen werden in den folgenden §§ zusammengestellt; vorerst aber ist es nöthig, uns über die Bedeutung

1) Vergl. Nägeli und Schwendener: Das Mikroskop. Leipzig 1867. p. 402 ff.

einiger Ausdrücke zu verständigen, deren Anwendung dabei vielfach nöthig sein wird.

Wie die nicht organisirten festen Körper setzen auch die organisirten, je nach ihrer Beschaffenheit, äusseren Einwirkungen, welche ihre Form zu verändern streben, einen mehr oder minder grossen Widerstand entgegen: sie werden danach als harte oder weiche Körper unterschieden; jenes, wenn der Widerstand sehr bedeutend ist, wie bei manchen verholzten oder verkieselten Zellhäuten; dieses, wenn er sehr gering ist, wie bei dem Protoplasma, den Chlorophyllkörnern, stark gequollenen und nicht mehr wachsenden Zellhäuten (z. B. mit Wasser durchtränktes Traganthgummi). Gebilde, welche eher den Zusammenhang ihrer Theile aufgeben, als dass sie unter Druck und Zug ihre Form merklich ändern, sind spröde, wie die Stärkekörner und Aleuronkrystalloide; sind dagegen beträchtliche Formänderungen möglich, so heissen sie dehnbar, gleichgiltig ob dieses durch Zug oder Druck geschieht; es leuchtet ein, dass die Biegungsfähigkeit auf einem gewissen Grade von Dehnbarkeit beruht, indem die concav werdende Seite des gebogenen Theiles zusammengedrückt, die convexe verlängert wird. Alle diese Eigenschaften sind relativ, und derselbe Körper kann je nach der Art der äusseren Einwirkung verschiedenes Verhalten zeigen; so verhält sich z. B. einem raschen Stoss gegenüber eine wachsende Wurzelspitze wie ein spröder Körper und bricht leicht, während sie für langsame Biegung dehnbar ist.

Ist ein dehnbarer Körper durch Druck, Zug, Biegung in seiner Form verändert worden, und wird er dann sich selbst überlassen, so kann er die ihm aufgenöthigte Form nun beibehalten; er heisst in diesem Falle unelastisch. Nimmt er dagegen die ursprüngliche Form wieder an, so ist er elastisch. Sind die von aussen aufgenöthigten Formänderungen gering, so pflegen sie an dem sich selbst überlassenen Körper wieder vollkommen ausgeglichen zu werden; innerhalb dieser Grenzen sind die Körper vollkommen elastisch; überschreitet jedoch die Dehnung oder Formänderung gewisse, von der Natur des Körpers und der Dauer der Einwirkung abhängige Grenzen, so nimmt er seine frühere Form nicht wieder genau an. Diejenige äusserlich aufgenöthigte grösste Formveränderung, welche noch eine vollständige Restitution der ursprünglichen Form gestattet, bestimmt die Elasticitätsgrenze; wird diese aber überschritten, so behält der gedehnte Körper zum Theil die ihm äusserlich aufgenöthigte Form; und in je höherem Grade dies geschieht, desto unvollkommener ist seine Elasticität. Uebrigens scheint es, als ob alle Körper für jede lange dauernde Dehnung oder Formveränderung unvollkommen elastisch wären, und als ob für lange dauernde auch sehr schwache Einwirkungen keine Elasticitätsgrenze bestände. In allen diesen Punkten verhalten sich organisirte, zumal wachsende Pflanzentheile, wie unorganische Körper; es ist dabei jedoch zu beachten, dass die erklärten Ausdrücke überall nur den äusserlich wahrnehmbaren Effect bezeichnen, den formändernde Kräfte zu Wege bringen, während die inneren Veränderungen, welche denselben äusseren Effect vermitteln, bei verschiedenen Körpern sehr verschieden sein können. Die Steifheit, d. h. der Widerstand gegen Biegung z. B. beruht bei einem Holzcylinder offenbar auf ganz anderen inneren Zuständen, als bei einem saftigen vorwiegend aus Parenchym bestehenden Stengel oder einer solchen Wurzel, wie ohne Weiteres aus der Erfahrung folgt, dass der Holzcylinder durch Wasserverlust unbieg-

samer, ja geradezu spröde wird, während die Biegsamkeit des saftigen Parenchyms dadurch sich erhöht. Dieser Unterschied wird verständlich, wenn man beachtet, dass die Biegsamkeit des Holzcylinders unmittelbar aus der Biegsamkeit der Holzzellenwände, die nicht geschlossen sind und nicht turgesciren, resultirt, wogegen die Biegsamkeit des parenchymatischen Gewebes auf den Formveränderungen der turgescirenden allseitig geschlossenen Parenchymzellen beruht, wobei die Dehnbarkeit und Elasticität der Zellenwände nur in untergeordneter Weise in Betracht kommt; diese Formänderungen aber finden um so leichter statt, je geringer der Turgor der Zellen ist; ein parenchymatisches Gewebe lässt sich vergleichen mit einer Vereinigung von Blasen, deren jede mit Wasser gefüllt ist; sind sie sämmtlich durch das eingefüllte Wasser straff gespannt, so ist jede Blase und ebenso das Ganze straff und steif; enthalten sie dagegen nur so viel Wasser, dass die Blasenwände demselben eben nur anliegen, ohne gespannt zu sein, so ist jede einzelne Blase schlaff, ebenso das Ganze, welches sich nun leicht hin- und herbiegen lässt. Ein Parenchymkörper kann also straff und steif sein, auch wenn seine Zellwände sehr dünn und sehr biegsam sind, wenn sie nur fest genug sind, um durch den Druck des sie ausdehnenden Wassers nicht zersprengt zu werden oder dieses selbst ausfiltriren zu lassen. — Was dagegen die Biegsamkeit und Elasticität der einzelnen durchtränkten Zellwand oder eines Stückes derselben betrifft, so darf auch diese nicht ohne Weiteres mit der einer ganz trockenen Zellwand oder gar mit der eines Metallstreifens verglichen werden, wie schon Nägeli und Schwendener (l. c. 405) zeigten. »Betrachten wir«, sagen die Verfasser, »zunächst ein isolirtes und mit Wasser durchtränktes Membranstück, etwa eine Lamelle aus einem Caulerpa-Thallus, eine bis zum Verschwinden des Lumens verdickte Bastfaser, eine Spiralfaser u. s. w., so ergiebt sich aus dem Verhalten derselben zum polarisirten Licht, dass Streckungen, Biegungen und andere ähnliche Einwirkungen die Anordnung der Atome in den krystallinischen Molekülen nicht merklich ändern, dass somit blos die Entfernungen der Moleküle unter sich vergrössert oder verkleinert werden. Andererseits ist bekannt, dass das Wasser in imbibirten Membranen mit grosser Kraft zurückgehalten wird, und die mikroskopische Beobachtung lehrt, dass dasselbe durch Biegen und Comprimiren des Objects sich nicht herauspressen lässt. Es bleibt demzufolge nichts anderes übrig, als anzunehmen, dass der Wassergehalt einer Membran im gespannten Zustand derselbe sei wie im neutralen. Die Wassertheilchen werden also durch äussere Kräfte blos verschoben, aber nicht verdrängt (herausgepresst); sie bewegen sich z. B. beim Biegen eines Objects von der concaven nach der convexen Seite hinüber, füllen aber nach wie vor die Molecularinterstitien der Substanz vollständig aus und nehmen, da die Summe ihrer Spannungen nur wenig geändert ist, auch nahezu denselben Raum ein. Wenden wir jetzt dasselbe Raisonnement auf interstitienlose safterfüllte Gewebe an, so ist an und für sich klar, dass die Membranen hier ebensowenig, wie im vorhergehenden Fall, eine Volumenänderung veranlassen. Das Nämliche gilt aber auch von der in den Zellen enthaltenen Flüssigkeit. Es kann sich also nur noch fragen, ob vielleicht die Spannungsänderungen, welche durch äussere Kräfte bewirkt werden, die Permeabilität der Membranen, wenigstens stellenweise, modificiren. Wäre dies der Fall, so müsste durch Zusammendrücken eines Gewebes, weil dadurch der hydrostatische Druck (Turgor) jedenfalls nicht verkleinert, der Widerstand der Membran aber ge-

schwächt würde[1], offenbar ein Theil der Zellflüssigkeit herausgepresst werden, bis der hydrostatische Druck dem verminderten Widerstand der Membranen wieder das Gleichgewicht hielte. In gleicher Weise müsste das Auseinanderziehen eines Gewebes ein Einströmen von Wasser oder, wenn das Object isolirt ist, die Bildung eines leeren Raumes zur Folge haben (natürlich nur dann, wenn die Haut keine Falten wirft. Sachs). Sind dagegen die Spannungsänderungen, wie sie in der Pflanze vorkommen, ohne merklichen Einfluss auf die Permeabilität, so verhalten sich die Gewebe wie imbibirte Membranen, sie nehmen in jedem beliebigen Zustand der Spannung[2] immer denselben Raum ein[3].»

Zur Beurtheilung mancher im Folgenden zu beschreibenden Vorkommnisse ist es nöthig, eine klare Vorstellung von den Veränderungen zu haben, die eine mit Saft gefüllte Zelle bezüglich ihres Turgors erleidet, wenn dieselbe durch äussere Kräfte zusammengedrückt oder ausgedehnt oder einfach gebogen wird, wobei wir unter Turgor den hydrostatischen Druck verstehen, den das endosmotisch aufgenommene Wasser auf die Zellwand allseitig mit gleicher Grösse geltend macht, ein Druck, den die Zellhaut ihrerseits vermöge ihrer Elasticität auf den Inhalt erwiedert, so zwar, dass in einer turgescirenden Zelle die Haut gedehnt, der Inhalt gedrückt zu denken ist. Der Anfänger wird wohl thun, sich von diesem Zustand gegenseitiger Spannung der Haut und des Saftes einer Zelle eine klare Vorstellung dadurch zu erwerben, dass er ein kurzes, weites Glasrohr zuerst auf der einen Seite mit einer sehr festen, frischen, löcherfreien Schweinsblase verbindet, sodann eine concentrirte Zucker- oder Gummilösung einfüllt und endlich auch die andere Oeffnung mit dichter Blase verbindet. Diese künstliche Zelle, in Wasser gelegt, nimmt solches mit grosser Kraft endosmotisch auf, die schon vorher straff gespannten Blasenstücke wölben sich halbkugelig vor und sind sehr resistent gegen Druck. Sticht man in eine so gespannte Haut mit einer feinen Nadel, so springt ein mehrere Fuss hoher Wasserstrahl hervor. Die das Wasser mit solcher Gewalt hinaustreibende Kraft ist die Elasticität der gespannten Blasenstücke; die Ursache aber, durch welche die Elasticität in Spannung versetzt wurde, ist die endosmotische Anziehung des Wassers durch den in der Zelle enthaltenen Stoff. — Nehmen wir nun für eine allseitig geschlossene Pflanzenzelle einen Grad des Turgors an, bei welchem die Haut zwar merklich gespannt, aber doch noch einer weiteren Spannung fähig ist, ohne zu reissen, denken wir uns diese Haut dehnbar und elastisch, wie es der Natur zumal wachsender, nicht verholzter Zellhäute entspricht, so stellt sich die Frage: welche Aenderungen erleidet der Turgor der Zelle, wenn dieselbe durch äussere Kräfte ausgedehnt oder zusammengedrückt oder sonst in ihrer Form verändert wird? In ebenso einfacher als anschaulicher Weise lässt sich diese Frage durch die einfache Vorrichtung Fig. 478 für unseren Zweck genügend beantworten. Sei $K$ ein weites und dickwandiges Kautschukrohr, unten verschlossen durch das bei $g$ geschlossene

1) Diese Worte sind nicht recht verständlich; jedenfalls wird, wie wir gleich sehen werden, durch Druck von aussen auf eine turgescirende Zelle der Turgor, die Spannung der Haut gesteigert; ihr Filtrationswiderstand kann dabei endlich überschritten werden.

2) Spannung bedeutet hier offenbar Biegung, Dehnung und Druck durch äussere Kräfte.

3) Die l. c. § 373 erhobenen Bedenken wegen der Alteration der Molekularstruktur der Zellhäute durch grobe mechanische und chemische Eingriffe sind für unsere folgenden Betrachtungen unerheblich.

Glasrohr *S*; nach der Füllung von *K* mit Wasser, wird das unten bei *o* weite und offene Glasrohr *R* eingesetzt und festgebunden; man sorgt dafür, dass das Wasserniveau in dem dünn ausgezogenen oberen Ende des Rohres *R* etwa bei *n* steht. Um der Kautschukwand, die uns hier die Zellwand versinnlicht, von vornherein eine genügende Spannung zu geben, ist es zweckmässig, das dünne Ende von *R* etwa 20—30 Ctm. lang zu machen und das Niveau *n* entsprechend zu erhöhen. Der dicke Theil von *R* wird in einen Halter gespannt, so dass die Zelle herabhängt. Es stellt sich so ein Gleichgewichtszustand zwischen der Elasticität der Kautschukwand und dem hydrostatischen Drucke her, der sich mit dem Turgor der Pflanzenzelle vergleichen lässt, und in diesem Zustande stehe das Wasserniveau bei *n*. — Zieht man nun das Rohr *S* abwärts, so wird die elastische Wand verlängert und zugleich verengt, dabei aber das Volumen des von ihr umschlossenen Raumes erweitert, wie man an dem Sinken des Niveaus im engen Glasrohr bemerkt. Stösst man dagegen das Glasrohr *S* von unten nach oben, wobei die Kautschukwand so zusammengedrückt wird, dass keine Biegung oder Knickung in *R* entsteht, so wird der von *R* verschlossene Raum verkleinert, wie das Steigen des Niveaus *n* erkennen lässt; dasselbe geschieht bei jeder Biegung, die man dem Rohr *R* ertheilt, und ebenso, wenn man dieses von irgend einer Seite her drückt[1]).

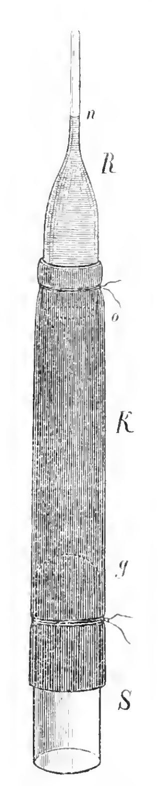


Fig. 178. Vergl. den Text.

Nun ist ersichtlich, dass wenn das obere Glasrohr bei *n* geschlossen wäre, wobei ein Auf- und Absteigen des Niveaus *n* nicht möglich wäre, dass jede Veränderung, welche vorher ein Steigen bewirkte, jetzt eine Vermehrung des hydrostatischen Druckes und umgekehrt bewirken müsste. Es lässt sich nun also aussagen, dass an einer geschlossenen und turgescirenden Zelle jeder von aussen her einwirkende Druck, ebenso jede Krümmung den Turgor steigert, jede Dehnung der Zelle ihn vermindert. Denkt man sich nun z. B. einen ursprünglich geraden, saftigen Stengel oder eine wachsende Wurzel gebogen, so werden die Zellen der convexen Seite ausgedehnt, die der concaven zusammengedrückt, dem entsprechend vermindert sich in jenen der Turgor, während er in diesen steigt. Sehr anschaulich bestätigt sich diese Folgerung, wenn man ein recht saftiges, kräftig wachsendes Internodium von Vitis vinifera langsam aber stark biegt, bis es etwa einen Halbkreis beschreibt: man bemerkt, wie während des Biegens auf der concaven (zusammengedrückten und verkürzten) Seite zahlreiche kleine Wassertropfen aus der Epidermis, reihenweise geordnet, hervortreten. Ob sie aus Rissen kommen oder durch die Zellwände hindurchgedrückt werden, ist gleichgültig, jedenfalls zeigen sie, dass die Zellen auf der concaven, zusammengedrückten Seite unter höherem Turgor stehen als im geraden Internodium.

---

1) Vergl. auch Pfeffer: Physiologische Untersuchungen. Leipzig 1873, p. 121.

Bei dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse mussten, wenn wir uns nicht auf unsichere Speculation einlassen wollen, die vorstehenden Betrachtungen dürftig genug ausfallen; sie weisen aber wenigstens auf Vorgänge hin, welche im Inneren wachsender Pflanzenorgane dann zu berücksichtigen sind, wenn diese durch äussere Kräfte Druck, Zug, Zerrungen, Biegungen u. dgl. erfahren. Lassen wir aber diese inneren Veränderungen einstweilen ausser Acht, so hat auch der rein äussere Effect der oben genannten Einflüsse ein Recht auf grössere Beachtung, als ihm bisher zu Theil geworden[1]. Von bedeutendem Nutzen wäre z. B. die Beantwortung der Fragen: an welcher Stelle ein wachsendes Internodium, eine Wurzel, ein Blatt u. dgl. die grösste Dehnbarkeit, Biegsamkeit, Elasticität besitzt; ob diese Stelle mit der des eben stattfindenden stärksten Wachsthums zusammenfällt oder nicht, ferner, wie vollkommen die Elasticität solcher Organe ist u. dgl. Wir werden sehen, dass selbst die ziemlich rohe Beobachtung in dieser Richtung Ergebnisse liefert, welche ältere Irrthümer beseitigen und neue vermeiden lassen.

Verglichen mit der der fertigen ausgewachsenen Internodien und Theile von Internodien ist die Dehnbarkeit rasch wachsender Theile sehr beträchtlich, ihre Elasticität dagegen sehr unvollkommen; je mehr sich aber das Holz einer wachsenden Stelle des Organs ausbildet, desto mehr steigt die Elasticität, desto mehr aber sinkt auch die Dehnbarkeit. Bei jungen (nicht verholzten) Wurzeln dagegen ist der Widerstand gegen Biegung grösser als an älteren Theilen, welche ihr Längenwachsthum vor einiger Zeit beendigt haben. Wurzelspitzen, sehr junge Blattanlagen und Stammenden im Knospenzustand verhalten sich gegen Stoss und Druck meist spröde, für langsame dauernde Einwirkungen dieser Art dagegen sind sie nachgiebig, plastisch, ein Zustand, der während des Wachsthums einer zunehmenden Resistenz gegen plötzliche Angriffe, anfangs durch zunehmende Dehnbarkeit, später durch steigende Elasticität, Platz macht.

An rasch wachsenden Stengeltheilen, Blättern, Wurzeltheilen wird selbst durch momentane Biegungen die Elasticitätsgrenze leicht überschritten, und sie behalten, frei gelassen, immer eine, wenn auch geringere, doch noch beträchtliche Biegung bei, ja es gelingt oft, zumal an Wurzeln und dünnen Internodien, ihnen durch einigemal wiederholte Biegung mit den Fingern eine beliebige Form zu geben, wie einem Wachsfaden oder einem geglühten Eisendraht, ohne dass etwa die Wachsthumsfähigkeit dadurch irgendwie gefährdet würde. Noch sicherer wird dieser Effect erreicht, wenn die Biegung des wachsenden Gebildes eine, wenn auch wenig energische, doch dauernde ist; so werden die Stiele vieler Blüthen durch das Gewicht der letzteren abwärts gebogen, und sie behalten diese Krümmung bei, auch wenn die Last entfernt wird, bis ein neuer Wachsthumszustand grössere Elasticität und Festigkeit den Geweben ertheilt, wo sie dann unter dem Einfluss der Schwere auf der Unterseite stärker wachsend sich aufrichten und die nun noch vergrösserte Last der Frucht emporheben, wie Fritillaria imperialis, Anemone pratensis u. v. a. Pflanzen mit nickenden Blüthen und aufrechten Früchten deutlich zeigen; in anderen Fällen jedoch wird die anfänglich nur äusserlich

1) Vergl. De Candolle: Pflanzen-Physiologie. 1833. I, p. 11.

aufgenöthigte Krümmung eine bleibende und durch Wachsthumsprocesse im Gewebe selbst fixirt, wie an den Fruchtstielen von Solanum Dulcamara.

Eine der auffallendsten hierher gehörigen Erscheinungen ist die, dass ein seitwärts eintreffender Stoss unterhalb eines rasch wachsenden Internodiums, eine längere Zeit bleibende Krümmung in derjenigen Lage bewirkt, die das Internodium durch den Stoss zuerst annahm; dasselbe geschieht, wenn man den Gipfel des Sprosses mit der Hand fasst und ihm eine ähnliche Krümmung ertheilt, wie sie der Stoss hervorgebracht hatte. Es bleibt eine sehr beträchtliche Krümmung zurück, vermöge deren der Gipfel eine nickende Lage bekommt. Doch kann während des darauf folgenden Wachsthums diese Krümmung wieder ausgeglichen werden.

Eine genaue und ausführliche Bearbeitung der Elasticitätsverhältnisse wachsender Sprosse, Wurzeln, Blätter liegt bis jetzt nicht vor und ist, wie ich mich überzeugt habe, mit beträchtlichen Schwierigkeiten verbunden. Zur Beurtheilung mancher in diesem Capitel zu beschreibender Vegetationserscheinungen genügen übrigens auch schon Beobachtungen, welche mit den einfachsten Methoden und Hilfsmitteln zu gewinnen sind, wie die hier mitgetheilten und von mir ausgeführten.

a) Dehnung von wachsenden Internodien. An ganz frischen unten und oben abgeschnittenen Stengelstücken wurden am oberen und unteren Ende je eines Internodiums mit chinesischem Tusch feine Striche als Marken angebracht. Ober- und unterhalb der Marken wurde der Spross mit den beiden Händen gefasst und auf einer Millimetertheilung liegend, so stark als möglich, aber ohne dass die Gefahr des Reissens eintrat, gedehnt[1]; das Uebrige zeigt die Tabelle:

| Name der Pflanze. | Ursprüngliche Länge des Internodiums: | Wurde gedehnt um Proc. der Länge: | Restirt eine bleibende Verlängerung von: |
|---|---|---|---|
| 1) Cimicifuga racemosa . . . . | 296 Mm. | 6,8 Proc. | 3,5 Proc. |
| 2) Sambucus nigra . . . . . | 26 - | 18,0 - | 5,4 - |
| das nächst ältere Internodium . | 65 - | 3,1 - | 1,1 - |
| noch älteres Internodium . . | 115 - | 0,8 - | 0,0 - |
| 3) Aristolochia Sipho . . . . . | 102,5 - | 4,4 - | 1,0 - |
| nächst älteres Internodium . . | 242 - | 2,2 - | 0,4 - |
| 4) Aristolochia Sipho . . . . . | 33,5 - | 10,4 - | 1,5 - |
| nächst älteres Internodium . . | 252,5 - | 1,8 - | 0,4 - |
| 5) Aristolochia Sipho . . . . . | 71,6 - | 6,3 - | 3,5 - |
| nächst älteres Internodium . . | 226 - | 2,6 - | 0,8 - |

So unvollkommen auch die Beobachtungsmethode war, zeigen diese Zahlen doch, 1) dass die wachsenden Internodien im hohen Grade dehnbar sind, 2) dass die Dehnbarkeit mit zunehmendem Alter zunimmt, 3) dass die Elasticität mit abnehmendem Alter zunimmt, vollkommener wird.

b) Biegungselasticität wachsender Internodien. Von ganz frischen turgescenten Sprossen wurden Internodien oben und unten abgeschnitten, auf einem Carton mit concentrischen Kreisen mittels beider Hände so gebogen, dass die Axe des Internodiums

1) Diese etwas primitive Methode der Dehnung, die natürlich ein genaues Maass der Dehnbarkeit verschiedener Internodien nicht liefert, wurde deshalb angewendet, weil die Dehnung durch Gewichte Befestigungen der Sprosse nöthig macht, die mit grossen Uebelständen verbunden sind.

nahezu mit einem der Kreise zusammenfiel, dessen bekannter Radius als Krümmungsradius in der Tabelle verzeichnet ist. Dann wurde das Internodium sich selbst überlassen und seine restirende Krümmung ebenso bestimmt; die Biegung wurde dann nach der entgegengesetzten Seite ausgeführt u. s. w., wie die Tabelle zeigt. Endlich wurde das Internodium mit der concaven Seite auf den Maassstab gelegt und diesem grade angedrückt:

| Name der Pflanze. | Länge des Internodiums. | Gekrümmt auf den Radius. | Geht zurück auf den Krümmungsradius. | Dicke des Internodiums in seiner Mitte. |
|---|---|---|---|---|
| Valeriana off. Stiele junger Inflorescenzen. | | | | |
| Gerade . . . . . . . . . . | 200 Mm. | — Cm. | — Cm. | 6 Mm. |
| 1) Gebogen . . . . . . . | — - | 4 - | 13 - | — - |
| 2) Entgegengesetzte Biegung | — - | 4 - | 21 - | — - |
| 3) Wie bei 1) gebogen . . | — - | 4 - | 23 - | — - |
| 4) Wie bei 2) gebogen . . | — - | 4 - | 24 - | — - |
| Gerade gelegt . . . . . . . | 201,5 - | — - | — - | — - |
| Cimicifuga racemosa. | | | | |
| Gerade . . . . . . . . . . | 165 - | — - | — - | 5 - |
| 1) Gebogen . . . . . . . | — - | 5 - | 19 - | — - |
| 2) Umgekehrt gebogen . . | — - | 5 - | 22 - | — - |
| Gerade gelegt . . . . . . . | 165,5 - | — - | — - | — - |
| Heracleum sibiricum. Doldenstiel. | | | | |
| Gerade . . . . . . . . . . | 165,5 - | — - | — - | 5 - |
| 1) Gebogen . . . . . . . | — - | 5 - | 18 - | — - |
| 2) Entgegengesetzt gebogen . | — - | 5 - | 23 - | — - |
| 3) Wie 1) gebogen . . . . | — - | 5 - | 25 - | — - |
| 4) Wie 2) gebogen . . . . | — - | 5 - | 22 - | — - |
| Gerade gelegt . . . . . . . | 167,0 - | — - | — - | — - |
| Vitis vinifera. Junges Internodium. | | | | |
| Gerade . . . . . . . . . . | 47,5 - | — - | — - | 5,8 - |
| 1) Gebogen . . . . . . . | — - | 2 - | 4 - | — - |
| 2) Entgegengesetzt gebogen . | — - | 2 - | 6 - | — - |
| 3) Wie 1) gebogen . . . . | — - | 2 - | 6 - | — - |
| 4) Wie 2) gebogen . . . . | — - | 2 - | 9 - | — - |
| Gerade gelegt . . . . . . . | 47,5 - | — - | — - | — - |
| Aelteres Internodium . . | | | | |
| Gerade . . . . . . . . . . | 138,8 - | — - | — - | 7 - |
| 1) Gebogen . . . . . . . | — - | 4 - | 8 - | — - |
| 2) Entgegengesetzt gebogen . | — - | 4 - | 17 - | — - |
| 3) Wie 1) gebogen . . . . | — - | 4 - | 11 - | — - |
| 4) Wie 2) gebogen . . . . | — - | 4 - | 25 - | — - |
| Gerade gelegt . . . . . . . | 133,0 - | — - | — - | — - |

Diese einer längeren Beobachtungsreihe entnommenen Beispiele zeigen: 1) dass wachsende Internodien sehr biegsam sind, 2) dass die ihnen aufgenöthigte Biegung nicht ausgeglichen wird, dass die Biegungselasticität sehr unvollkommen ist, 3) dass wiederholt entgegengesetzte und gleiche Biegungen immer geringere[1]) Krümmungen übrig lassen, 4) dass

1) Die Krümmung ist um so geringer (flacher), je grösser der Krümmungsradius.

eine kräftige Biegung und noch mehr wiederholte und entgegengesetzte Biegungen das Internodium erschlaffen lassen, es verliert dabei an Steifheit, worüber in der Tabelle keine besonderen Angaben gemacht sind. 5) Die drei ersten Beispiele zeigen das hin- und hergebogene Internodium ein wenig verlängert, die beiden letzten dagegen lassen keine Verlängerung, das letzte sogar eine deutliche Verkürzung in Folge des Hin- und Herbiegens erkennen.

c) Längenänderung der concaven und convexen Seite des gebogenen Internodiums. Auch hier wurde wie unter b) die Biegung mit den Händen bewirkt und auf einem Carton mit concentrischen Kreisen der Krümmungsradius gemessen. Die ursprüngliche Länge sowohl wie die Länge der concav und convex gebliebenen Seite (nach dem Freilassen des Objects) wurde mittels eines sorgfältig angelegten Cartonstreifens gemessen, der eine Millimetertheilung enthält. Um grosse Differenzen der concaven und convexen Seite zu bekommen, wurden sehr dicke Internodien ausgesucht, die Dicke in der Mitte gemessen.

| Name der Pflanze. | I. Länge des Internodiums. | II. Gebogen auf den Radius. | III. Geht zurück auf den Radius. | IV. Verkürzung der concaven Seite von III. | V. Verlängerung der convexen Seite von III. |
|---|---|---|---|---|---|
| Sylphium perfoliatum. 13,2 Mm. dick. | | | | | |
| Gerade . . . . . . . . . | 185 Mm. | — Cm. | — Cm. | — Mm. | — Mm. |
| Gebogen . . . . . . . . . | — - | 14 - | 26 - | 1 - | 2 - |
| Entgegengesetzt gebogen . . | — - | 14 - | 30 - | 1 - | 1,5 - |
| Gerade gelegt. . . . . . . | 185 - | — - | — - | — - | — - |
| Ligularia makrophylla. 7,5 Mm. dick. | | | | | |
| Gerade . . . . . . . . . | 199 - | — - | — - | — - | — - |
| Gebogen . . . . . . . . . | — - | 6 - | 17 - | 3,5 - | 4 - |
| Nochmals ebenso . . . . . | — - | 5 - | 13 - | 3,5 - | 4,5 - |
| Engegengesetzt gebogen . . . | — - | 6 - | 30 - | 0,5 - | 1,5 - |

Diese Beobachtungen zeigen, wie zu erwarten war, dass die bleibende Biegung eines Internodiums mit einer bleibenden Verkürzung der concaven und einer bleibenden Verlängerung der convexen Seite verbunden ist.

d) Ueber die Vertheilung der Dehnbarkeit an wachsenden Sprossen wurden 1873 von Hugo de Vries Untersuchungen angestellt[1]), welche zu dem Resultat führen: in wachsenden, stark turgescirenden Sprossen findet sich ein Maximum der Dehnbarkeit, Biegsamkeit und Torsionsfähigkeit unmittelbar unter der Endknospe; von dort aus nehmen sie mit steigender Entfernung, also bei zunehmendem Alter der Theile ab. Dieser Satz gilt unabhängig von dem Alter der noch wachsenden Sprosse.

e) Verhalten wachsender Sprosse gegen plötzliche Krümmung durch Stösse, Schläge und Erschütterung. Werden aufrechte, im Wachsen begriffene Sprosse[2]) an einem unteren Theil, dessen Längenwachsthum beendigt ist, plötzlich heftig angestossen, so schreitet die dadurch hervorgebrachte Krümmung des gestossenen Theils in Form einer Welle empor, so dass unmittelbar nach dem Stoss oder Schlag, der den unteren Theil getroffen hat, der freistehende Gipfel eine starke Krümmung ausführt, deren

1) Ein Manuscript darüber liegt mir druckfertig für das 4. Heft der Arbeiten des botan. Instituts vor.

2) Die hier beschriebene Erscheinung wurde von Hofmeister entdeckt und studirt (Jahrb. f. wiss. Bot. II. 1860); einige wesentliche Berichtigungen seiner Darstellung lieferte Prillieux (Ann. des sc. nat. T. IX. 2me cahier). Das oben im Text Gesagte, in wesentlichen Puncten die Angabe meiner Vorgänger vervollständigend, z. Th. widerlegend, basirt ganz auf meinen neueren Beobachtungen.

Concavität auf der Seite liegt, von welcher der Stoss oder Schlag unten eintraf; vermöge der Elasticität des gekrümmten Theils schnellt der Gipfel sodann zurück, aber da, wie wir gesehen haben, die Elasticität sehr unvollkommen ist, so ist die Rückwärtskrümmung geringer als die erste unmittelbar nach dem Schlag eingetretene; sobald nun der Spross nach einigen Schwankungen zur Ruhe gekommen ist, bemerkt man, dass unterhalb des Gipfels, da wo der Spross auch für eine gewöhnliche passiv erlittene Krümmung am biegsamsten ist, eine bleibende Krümmung sich eingestellt hat, der Gipfel nickt und zwar immer nach der Seite hin, von welcher aus der Schlag am unteren Theile erfolgt ist. In vielen Fällen genügt ein einziger Schlag mit einem Stock, um diese Erscheinung hervorzurufen, so z. B. bei Fagopyrum, Lythrum, Senecioarten, Bluthenstengeln von Digitalis, Cimicifuga, Aconitum u. v. a., bei steiferen und an der betreffenden Stelle weniger biegsamen und elastischeren Stengeln tritt das Nicken des Gipfels erst nach 3—4, oft erst nach 20—50 Schlägen ein, welche einen tieferen verholzten Theil treffen; auch der Grad der Krümmung ist nach den genannten Eigenschaften verschieden. — Schneidet man Sprosse tief unten so ab, dass man ein verholztes, nicht mehr wachsendes Basalstück in die Hand nehmen kann, und versetzt man durch eine geeignete Handbewegung den Spross in rasche hin- und hergehende Schwingungen, so behält er, zur Ruhe gekommen, auch in diesem Falle eine nickende Stellung, eine Krümmung unterhalb des Gipfels an der biegsamsten Stelle; die Krümmungsebene fällt mit der Ebene, in welcher die Schwingungen erfolgten, zusammen; in diesem Falle aber kann der Gipfel auf die eine oder andere Seite überneigen, es sei denn, dass man die Schwingungen willkürlich so einrichtet, dass sie nach der einen Seite hin stärkere Krümmungen der biegsamsten Stelle bewirken; nach dieser Seite hin liegt dann die Concavität der übrig bleibenden Krümmung. Wird endlich der angewurzelte oder unten festgehaltene Spross oben an seinem Gipfel, also oberhalb der biegsamsten Stelle durch Schläge oder Stösse wiederholt nach einer Seite hingebogen, so bleibt auch dann nach häufiger Wiederholung eine Krümmung der biegsamsten Stelle übrig, deren Convexität in diesem Falle auf der Seite liegt, von welcher die Stösse kommen.

In allen genannten Fällen ist die Lage der bleibenden Krümmung dieselbe wie die der stärksten Krümmung, welche der betreffende Sprosstheil während der beschriebenen Manipulation momentan einmal oder wiederholt einnahm. Die Erscheinung ist ganz dieselbe, als ob man den Spross mit den Händen gefasst und dann einmal stark zusammengekrümmt hätte, oder als ob man ihn auf diese Art wiederholt hin- und hergebogen hätte, aber so, dass die entgegengesetzten Krümmungen einander nicht ausgleichen (verschiedene Werthe haben). Blosse Erschütterungen, welche keine heftigen Krümmungen der Sprosstheile bewirken, verursachen auch keine bleibende Krümmung; werden derartige Sprosse in Glasröhren eingeschlossen und wiederholt heftig erschüttert, indem man die Röhre unten aufstösst oder von der Seite her in Vibrationen versetzt, so zeigt der herausgenommene Spross alsdann keine Veränderung.

Wird an dem geraden Spross das voraussichtlich krümmungsfähige Stück durch feine Tuschestriche markirt, dann oberhalb dieser Stelle durch Schläge in Schwingungen versetzt, so zeigt sich, dass, ganz entsprechend den unter b) und c) genannten Vorgängen, die convexe Seite der bleibenden Krümmung länger geworden ist, während die concave sich verkürzt hat[1]. Zu den hier folgenden Messungen wurden möglichst dicke Sprosse benutzt, da diese bei einer auch schwachen Krummung noch grosse Längendifferenzen der convexen

[1] Nach Hofmeister sollen sich alle Seiten des Sprosses verlängern; er berechnete die Länge des Bogens, den er für einen Kreisbogen nahm, und Prillieux mass nur die concave Seite, die er immer verkürzt fand; aus der Verkürzung der concaven Seite durfte übrigens die Verkürzung des ganzen Sprosses, d. h. seiner neutralen Axe nicht gefolgert werden. Die Sicherstellung der von Hofmeister behaupteten Verdickung, die bei der nach ihm stattfindenden Verlängerung aller Seiten eintreten soll, halte ich für unmöglich wegen der äusserst geringen Dickenänderungen, um die es sich hier handeln müsste.

und concaven Seite ergeben; gemessen wurde mit einer Millimetertheilung auf Cartonstreifen, den ich der concaven wie der convexen Seite dicht anlegte.

| Name des Sprosses | Ursprüngliche markirte Länge. | Krümmungs-radius annähernd. | Verlängerung der convexen Seite. | Verkürzung der concaven Seite. |
|---|---|---|---|---|
| Sylphium perfoliat. | 152 Mm. | 18 Cm. | 3,4 Proc. | 0,0 Proc. |
| do. do. | 120 - | — - | 1,7 - | 0,6 - |
| Macleya cordata | 87,5 - | 7 - | 2,3 - | 1,7 - |
| do. do. | 104 - | 24 - | 0,5 - | 1,5 - |
| Polygonum Fagopyrum | 63 - | 8 - | 2,1 - | 1,6 - |
| Helianthus tuberosus | 98 - | — - | 2,0 - | 1,4 - |
| Valeriana exaltata | 150 - | 32 - | 0,8 - | 0,7 - |
| do. do. | 110 - | — - | 0,7 - | 2,1 - |
| Vitis vinifera | 149 - | 6-10 - | 1,3 - | 2,0 - |

Mit der Feststellung der Thatsache, dass die nach heftigen Schwingungen des Sprosses zurückbleibende Krümmung, die bisher sogenannte Erschütterungskrümmung, auf Verlängerung der convexen und gleichzeitigen Verkürzung der concaven Seite beruht, ist der Nachweis geliefert, dass die ganze Erscheinung von der sehr unvollkommenen Elasticität und grossen Biegsamkeit der krümmungsfähigen Stelle herrührt[1]). Ein auf diese Art gekrümmter Spross zeigt dieselben Veränderungen wie einer, den man einfach zwischen den Händen gekrümmt hat. An diesem Resultat würde übrigens auch nichts geändert, wenn man in Uebereinstimmung mit dem unter b) Mitgetheilten fände, dass auch die concave Seite zuweilen eine geringe Verlängerung erlitten hätte, da auch diese bei den Rückschlägen der Schwingungen Dehnungen erleidet, die sich ja nicht immer ganz auszugleichen brauchen. Schon Prillieux verglich übrigens die hier besprochene Krümmung mit der eines auf einem elastischen Ständer befestigten Bleidrahtes, der durch Stösse oder Schläge auf ersteren sich ebenso krümmt; doch blieb ihm unklar, warum die älteren und jüngeren Theile des Sprosses die Erscheinung nicht zeigen. Es beruht dies bei jenen auf ihrer vollkommneren Elasticität, bei diesen auf ihrer geringeren Biegsamkeit und auf dem Umstand, dass sie bei der beschriebenen Manipulation überhaupt keine kräftigen Biegungen erfahren, sondern nur durch die Schwingungen der tiefer liegenden biegsameren Theile hin- und hergeschleudert werden.

Dass die Krümmung später durch Wachsthum wieder ausgeglichen wird, dürfte zunächst darauf beruhen, dass auf der concaven Seite der Turgor erhöht, auf der convexen vermindert ist, dass demzufolge auf jener Seite das Wachsthum mehr beschleunigt wird als auf der convexen; unterstützt mag dies noch werden durch die elastische Nachwirkung, in Folge deren sich die gedehnte Epidermis der convexen Seite contrahirt, die zusammengedrückten Gewebe der concaven sich wieder auszudehnen suchen.

## § 14. Ursachen der Spannungszustände in Pflanzen.

Vorwiegend durch drei Ursachen wird innerhalb der Pflanzen die Elasticität der organisirten Theile in Spannung oder Action versetzt; nämlich 1) durch den Turgor, d. h. den hydrostatischen Druck des Zelleninhaltes auf die Zellhaut, 2) durch die Quellung und Zusammenziehung der Zellhäute, wenn sie Flüssigkeit imbibiren oder abgeben, 3) durch die Volumen- und Gestaltveränderungen, welche durch das Wachsthum der Zellen bewirkt werden.

1) Der Turgor. Die Kraft, mit welcher das Wasser aus der Umgebung in die Zelle durch endosmotische Anziehung eingesogen wird, genügt nicht nur, den von der Zellhaut umschlossenen Raum einfach auszufüllen, sondern auch,

[1]) Vergl. die davon verschiedene Darstellung Hofmeister's »über die Beugung saftreicher Pflanzentheile«. Ber. der K. Sächs. Ges. der Wiss. 1859.

ihn zu erweitern, indem das sich steigernde Saftvolumen die Haut ausdehnt, bis die Elasticität derselben der endosmotischen Saugung das Gleichgewicht hält. In diesem Zustand ist die Haut straff gespannt, die Zelle turgescent. Verliert die Letztere einen Theil ihres Wassers durch Verdunstung oder dadurch, dass benachbarte Zellen es ihr entziehen, so wird die Spannung der Haut geringer, der Umfang (das Volumen) der ganzen Zelle kleiner. Der hydrostatische Druck, den die endosmotische Einsaugung auf die Haut von innen her übt, hat an allen Puncten innerhalb des kleinen Zellraumes dieselbe Grösse; das schliesst jedoch nicht aus, dass verschiedene Zellen der Haut bei wachsendem Turgor sich verschieden stark dehnen, wenn sie nämlich verschiedene Dehnbarkeit besitzen. Demnach kann durch den Turgor nicht blos das Volumen, sondern auch die Form der Zelle verändert werden. — Je grösser die Spannung zwischen Haut und Inhalt einer Zelle, d. h. je grösser ihr Turgor ist, desto grösseren Widerstand setzt die Zelle äusseren Kräften entgegen, die ihre Form durch Druck und Zug zu verändern streben, desto leichter aber kann sie dabei zerplatzen. Verliert die Zelle so viel Wasser, dass dieses den Raum, den die nicht gespannte Haut umschliesst, nicht mehr ausfüllt, so kann diese, wenn sie hinreichend dünn und biegsam ist, durch den äusseren Druck der Luft oder des umgebenden Wassers nach innen gestülpt werden und Falten werfen, in diesem Falle heisst die Zelle collabescent; ist sie dick und fest (wenig biegsam), so wird eine dem Turgor entgegengesetzte Spannung in der Zelle entstehen. — Da der Turgor nichts Anderes ist, als die gegenseitige Spannung von Zellhaut und Zellinhalt, oder das Gleichgewicht zwischen endosmotischer Saugung und Elasticität der Haut, so leuchtet ohne Weiteres ein, dass nur geschlossene Zellen, d. h. solche, welche keine Löcher haben, turgesciren können. Die Molecularporen, durch welche das von der Endosmose bewegte Wasser durch die Haut eindringt, sind von Löchern wesentlich verschieden, jene sind so eng, dass ihr Durchmesser ganz unter der Herrschaft der Molecularkräfte steht, während der verhältnissmässig grosse Raum auch des kleinsten Loches wenigstens in seinem mittleren Theil sich den Molecularwirkungen der das Loch begrenzenden Substanz entzieht. Oeffnungen von mikroskopisch sichtbarer Grösse, wie die Poren gehöfter Tüpfel, sind derartige Löcher, die im Verhältniss zu den Molecularporen, welche die Diosmose vermitteln, als überaus gross zu betrachten sind. Zellen mit durchlöcherten Tüpfeln können daher nicht turgesciren, weil jede noch so kleine Spannung zwischen Inhalt und Haut dadurch sofort ausgeglichen wird, dass der überschüssige Saft durch die Löcher hinausgedrückt wird. Ein solches Hinausdrücken von Wasser ist zwar auch durch geschlossene Zellhäute möglich, aber nur bei sehr hohem Turgor, wo der hydrostatische Druck des Zellsaftes auf die stark gespannte Haut hinreicht, das Wasser durch die Molecularporen derselben hinauszupressen [1]. Der Widerstand, den die Haut dieser Filtration entgegenstellt, mag Filtrationswiderstand heissen; er ist jedenfalls bei verschiedenartigen Zellen sehr verschieden gross, und von ihm hängt die Grösse des Turgors ab, wenn die Grösse der endosmotischen Kraft des Saftes und der Elasticität der Haut gegeben ist.

---

1) Dass das unter solchen Verhältnissen durchfiltrirende Wasser wirklich durch Molecularporen geht, folgt aus dem Umstand, dass sein Gehalt an löslichen Stoffen bei der Filtration geändert wird.

Was hier von der Turgescenz der einzelnen Zelle gesagt wurde, gilt nun auch im Allgemeinen von der vielzelliger Gewebemassen; nur kann hier, je nach Umständen, eine grössere Mannigfaltigkeit der Erscheinungen auftreten. Sind z. B. gleichartige Gewebeschichten mit einander verbunden, so kann eine Krümmung des Systems eintreten, wenn die eine Schicht durch Verdunstung Wasser verliert und sich dabei verkürzt, oder wenn sie mehr als die andere an Wasser aufnimmt und sich dabei verlängert; leicht zu beobachten ist, dass z. B. bei Hauptwurzeln von Keimpflanzen, die durch Transpiration theilweise erschlafft und dabei merklich verkürzt sind, sich rasch aufwärts concav krümmen, wenn man sie horizontal mit der Unterseite auf Wasser legt; ganz in Wasser gelegt werden sie gerade und länger [1]). Ebenso treten Krümmungen ein, wenn Gewebestreifen verschiedener Natur mit einander verbunden und schwankender Turgescenz unterworfen sind; längsgespaltene Stengel z. B. von Taraxacum officinale, in Wasser gelegt, rollen sich spiralig ein, die Aussenseite concav, weil das Markparenchym viel mehr Wasser aufnimmt und sich dem entsprechend, vermöge der Dehnbarkeit seiner Zellwände, stärker ausdehnt als die Epidermis und Rinde, die nur langsam Wasser aufsaugen und ausserdem nicht so dehnbare Zellhäute besitzen, um ebenso beträchtlich wie das Mark sich zu verlängern. Wie die einzelne Zelle mit steigendem Turgor an Resistenz gegen formändernde Einwirkungen gewinnt, so wird auch eine Gewebemasse steifer, wenn sämmtliche Zellen stärker turgesciren, und umgekehrt; schneidet man z. B. einen Markcylinder aus einem wachsenden Internodium heraus, so ist er schlaff, biegsam; legt man ihn aber nur $^1/_4$—$^1/_2$ Stunde in Wasser, so verlängert er sich nicht nur beträchtlich, sondern er wird dabei auch sehr steif, selbst brüchig, in Folge der starken Anfüllung sämmtlicher Zellen mit Wasser. Noch stärker macht sich der Effect derselben dann geltend, wenn das Mark von anderen weniger erectilen Geweben umgeben ist, wie in einem unverletzten Internodium; ist dieses durch Transpirationen welk, d. h. schlaff geworden, und legt man es in Wasser, so beginnt das Mark sehr bald stark zu turgesciren und sich auszudehnen; da es aber von anderen Geweben umgeben ist, die sich anders verhalten, so muss es, um sich verlängern zu können, diese dehnen, was aber nur so lange möglich ist, bis die Elasticität dieser Schichten seinem Dehnungsstreben das Gleichgewicht hält. In diesem Falle ist die durch die Turgescenz des Markes bewirkte Ausdehnung des Ganzen viel geringer, als die Ausdehnung des Markes allein sein würde; dafür aber ist jetzt eine starke Spannung zwischen Mark und peripherischen Geweben vorhanden, durch welche das ganze Internodium nun sehr steif, wenig biegsam erscheint. Das ganze Internodium lässt sich mit einer Zelle vergleichen, deren saftiger Inhalt durch das Mark, deren Haut durch die peripherischen Gewebe repräsentirt ist; verliert das Mark Wasser, so wird das Ganze kleiner, indem sich die passiv gedehnten Gewebe elastisch zusammenziehen; da hierbei die Spannung sinkt, so wird das Ganze auch schlaffer und umgekehrt bei der entgegengesetzten Veränderung.

2) Imbibition nennen wir, wie schon gesagt wurde, die Fähigkeit [2]) organisirter Gebilde, Wasser zwischen ihre kleinen Theile (Moleküle) mit solcher Gewalt aufzunehmen, dass diese dadurch auseinander gedrängt werden, wobei die

1) Sachs in Arbeiten des botan. Instit. Würzburg 1873, III. Heft, p. 396.

2) Nägeli und Schwendener: Das Mikroskop. Leipzig 1867, p. 424 ff.

Adhäsion der Moleküle ganz oder theilweise zu überwinden ist, und das Ganze an Volumen zunimmt; während Wasserverlust (z. B. durch Verdunstung) ein Zusammenrücken der Moleküle und entsprechende Volumenabnahme des Ganzen bedingt. Sowohl die Ausdehnung wie die Zusammenziehung geschieht mit solcher Kraft, dass äussere Widerstände von beträchtlicher Grösse dadurch überwunden werden. Während nun bei geschlossenen und dünnwandigen Zellen die Formen- und Volumenänderungen vorwiegend durch Turgor verursacht werden, ist es dagegen bei sehr dickwandigen Zellen mit kleinem Lumen (vielen Bastfasern und Collenchymzellen) vorwiegend die Imbibition und Austrocknung der Haut, welche dies bewirkt, zumal dann, wenn die Haut im hohen Grade quellungsfähig, d. h. im Stande ist, grosse Quantitäten von Wasser einzusaugen oder abzugeben. Bei Zellen mit offenen Tüpfeln, wo der hydrostatische Druck und Turgor überhaupt nicht möglich ist, sind Imbibition und Austrocknung der durchlöcherten Haut sogar das einzige Mittel, um den Umfang und die Form der Zelle zu verändern, so bei den gehöft getüpfelten Holzzellen und den Holzgefässen.

Sind, wie es gewöhnlich bei dickeren Häuten der Fall ist, die verschiedenen concentrischen Schichten in verschiedenem Grade imbibitions- und quellungsfähig (vergl. I. Buch § 1), so werden bei Wasseraufnahme und Wasserverlust Spannungen zwischen diesen Schichten entstehen, die selbst damit enden können, dass sich die letzteren von einander losreissen, um ihrem verschiedenen Dehnungsstreben folgen zu können, wie es z. B. bei Querscheiben von dickwandigen Bastzellen und Stärkekörnern geschieht. Aber nicht blos die Quantität des aufgenommenen und abgegebenen Wassers in verschiedenen Schichten einer Zellhaut ist verschieden, sondern auch die Richtung, in der das Wasser zwischen die Moleküle vorwiegend eingelagert oder vorwiegend entlassen wird; dadurch entstehen Spannungen, welche dahin führen können, Torsionen und schiefe Spalten zu erzeugen, schraubig gespaltene Streifen der Zellhaut auf- oder einzurollen, die Steilheit der Schraubenlinien zu verändern[1]. Alle diese Veränderungen, welche nothwendig mit Spannungen der convex und concav werdenden Schichten verbunden sind, machen sich nun in ähnlicher Weise auch an ganzen Gewebemassen und Organen geltend, deren Zellen ihre Inhalte, folglich den Turgor verloren haben, deren Zellwände aber imbibitionsfähig, oder, wie es gewöhnlich genannt wird, hygroskopisch sind. Die im saftigen, lebenden Zustand vorwiegend wasserreichen Zellwandschichten und dünnwandigen Gewebemassen ziehen sich nach dem Ableben und bei der Austrocknung am stärksten zusammen, sie werden bei der Formänderung concav oder bei der Zusammenziehung zwischenliegender, verholzter Gewebe zerrissen. Ohne hier auf eine ausführliche Betrachtung dieser ungemein mannigfaltigen Erscheinungen einzugehen, die zwar für die Biologie der Pflanzen oft von ausserordentlicher Wichtigkeit sind, bei dem Wachsthum aber meist nicht in Betracht kommen, sei nur erwähnt, dass darauf das Aufspringen der meisten Sporangien, Antheren und Kapselfrüchte, die merkwürdigen Bewegungen der Grannen an verschiedenen Avena- und Erodiumarten, sowie der sogenannte Asthygrometer[2] und der sogenannten Rose von Jericho

1) Vergl. Cramer in Nägeli's und Cramer's pflanzenphys. Unters. Heft III. 1855, p. 28 ff. und Sachs, Exp.-Physiol. 1865, p. 429.

2) Vergl. Cramer's Angaben in Wolff's Abhandlung »die sogenannten Asthygrometer«. Zürich 1867.

(Anastatica hierochuntica) beruhen. — Für die Mechanik des Wachsens unmittelbar wichtig ist dagegen die Volumenänderung des Holzes und der Rinde der Bäume bei wechselndem Wassergehalt und die dadurch hervorgerufene sehr kräftige Spannung zwischen beiden bei Holzpflanzen, worauf ich unten noch ausführlich zurückkomme. Hier mag für den Anfänger nur noch einmal betont werden, dass, wenn Holz durch Imbibition sich ausdehnt, durch Austrocknung zusammenzieht, dies lediglich durch Volumen- und Formänderung der Zellhäute hervorgebracht wird, da Turgor, wie in einem Gewebe mit geschlossenen Zellen, im Holz nicht möglich ist. Die Ausdehnung und Zusammenziehung des Holzes ist in verschiedenen Richtungen bei der Wasseraufnahme und Austrocknung sehr verschieden, am stärksten in peripherischer Richtung, schwächer in der des Radius, am schwächsten in longitudinaler Richtung [1]. Daher kommt es z. B., dass austrocknende Stämme radiale Längsspalten bekommen, die sich bei Wasseraufnahme wieder schliessen; die dabei stattfindenden Dimensionsänderungen erfolgen mit ausserordentlich grosser Gewalt.

3) Das Wachsthum selber muss Spannungen in den Schichten einer Zellhaut und den verschiedenen Gewebeschichten eines Organs veranlassen, wenn diese, obgleich unter einander fest verbunden, doch so wachsen, dass ihre bleibenden Volumen- und Formänderungen verschieden ausfallen. Die Beurtheilung der Wachsthumsvorgänge ist jedoch viel schwieriger als die der durch Turgor und Imbibition hervorgerufenen Veränderungen, da sie nicht willkürlich verändert werden können, ohne dass zugleich Turgor und Imbibition sich ebenfalls wesentlich ändern. Da das Wachsthum jedes organischen Gebildes (z. B. der Zellhaut) nur so lange stattfindet, als es mit Wasser durchtränkt (imbibirt) ist, da ferner das Wachsthum einer ganzen Zelle noch ausserdem verlangt, dass sich dieselbe im Turgor befindet und dieser selbst das Wachsthum ändert, so ist es ungemein

1) So verhalten sich z. B. die Dimensionsänderungen nach Laves (vergl. Sachs: Exper.-Physiol. p. 431).

| bei | in Richtung der Axe. | des Radius. | der Peripherie. |
|---|---|---|---|
| Ahorn | 0,072 | 3,35 | 6,59 |
| Birke | 0,222 | 3,86 | 6,59 |
| Eiche | 0,400 | 3,90 | 7,55 |
| Fichte | 0,076 | 2,41 | 6,18 |

Die Volumenänderung des Holzes wurde von Weisbach untersucht (vergl. l. c. p. 432).

| z. B. bei | 100 Gewichtstheile trockenen Holzes nahmen auf Wasser | 100 Raumtheile trockenen Holzes dehnten sich aus um |
|---|---|---|
| Ahorn | 87 | 9,4 |
| do. | 87 | 7,1 |
| Birke | 97 | 7,0 |
| do. | 91 | 8,8 |
| Eiche | 60 | 7,2 |
| do. | 91 | 7,8 |
| Fichte | 94 | 5,7 |
| do. | 130 | 5,1 |

Bei Beziehung der Volumenänderung zum aufgenommenen Wasser ist nicht zu vergessen, dass die das letztere ausdrückenden Zahlen nicht blos das imbibirte Wasser der Zellhäute, welches allein die Ausdehnung bewirkt, sondern auch das in den Hohlräumen capillar festgehaltene mit angeben; daher kommt es auch, dass bei grösserem Wassergehalt selbst kleinere Volumenzunahme beobachtet wird.

schwierig, zu entscheiden, in wie weit dieses durch jene, und umgekehrt bedingt wird. Verstehen wir, wie es oben festgesetzt wurde, unter Wachsthum nur bleibende, nicht rückgängig zu machende Veränderungen der Organisation, Veränderungen, die sich zunächst auf die Molecularstructur der organisirten Gebilde beziehen, so lässt sich bei dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse annehmen, dass das Wachsthum überall erst durch die Imbibition und den Turgor vorbereitet wird, dass die dadurch hervorgerufenen Spannungen der Molecularkräfte es sind, welche die Einschiebung neuer fester Partikel ermoglichen. Wird z. B. eine Zellhaut durch den Turgor gedehnt, werden ihre Moleküle also von einander entfernt und vielleicht anders geordnet, so kann dieser Zustand durch Aufheben des Turgors ebenfalls aufgehoben, rückgängig gemacht werden, insofern die Haut elastisch ist. Wenn aber während des gedehnten Zustandes Wachsthum durch Einlagerung stattfindet, wenn die Moleküle vergrössert, zwischen ihnen neue feste Moleküle erzeugt werden, so wird sich die Spannung der Haut ändern, im Allgemeinen vermindern: wird jetzt der Turgor wie vorhin aufgehoben, so findet man einen neuen Gleichgewichtszustand der Haut: es ist durch Wachsthum eine bleibende Aenderung eingetreten, die aber durch den hydrostatischen Druck und durch Imbibition ermöglicht wurde. Es lässt sich also der Antheil des Wachsthums an der Gewebespannung zunächst darauf zurückführen, dass durch Einlagerung fester Substanz in bestimmter Form die durch Imbibition und Turgor hervorgerufenen Spannungen theilweise ausgeglichen werden; allein zu einer wirklichen Ausgleichung kommt es nicht, da nach der Einschiebung neuer Partikel der Turgor wieder wächst und die Imbibition sich ändert, wodurch abermals neue Spannungen hervorgerufen werden, welche abermals durch Einlagerung fester Partikel theilweise auszugleichen sind. Man kommt dem wahren Sachverhalt vielleicht ziemlich nahe, wenn man annimmt, dass durch den Turgor und die Imbibition, sowie durch die damit verbundenen secundären Gewebespannungen die Elasticitätsgrenze der wachsenden Zellhäute beständig beinahe erreicht wird, und dass durch die Einlagerung fester Partikel die im gegebenen Moment herrschende Spannung zum Theil ausgeglichen wird, worauf sich der Vorgang wiederholt, so dass das Wachsthum eine durch Einlagerung fester Substanz unterstützte beständige Ueberschreitung der Elasticitätsgrenze eines wachsenden Zellhautstückes genannt werden dürfte.

Es versteht sich wohl von selbst, dass diese knapp gefassten Ausdrücke nicht eine Theorie des Wachsthums hinstellen, sondern nur im Grossen und Ganzen den mechanischen Effect andeuten sollen, den das Wachsthum auf die Gewebespannung und umgekehrt diese auf jenes übt. Es wäre dabei leicht noch eine Anzahl von Fällen auf deductivem Wege zu construiren; denkt man sich z. B. eine Zellhaut durch den Turgor oder durch den Zug, den umliegende Gewebe geltend machen, gedehnt, so kann die Einlagerung fester Partikel zwischen die vorhandenen verschiedenen Schichten der Haut grösser oder kleiner sein und somit ihre Dehnbarkeit, Elasticität und Imbibitionsfähigkeit sich differenziren, was zu gegenseitigen Schichtenspannungen der Haut führt, wie wir sie fast überall in dünnen Querschnitten von Pflanzenzellen, besonders stark an den Aussenwänden der Epidermis wahrnehmen. Diese Verschiedenheit der Einlagerung selbst in verschiedenen Schichten derselben passiv gedehnten Haut aber kann von verschiedenen Umständen abhängen, z. B. davon, wie nahe die Schichten dem Protoplasmakörper liegen, ob sie äusserlich mit Luft in Berührung sind u. s. w. Ebenso kann jedoch auch das Wachsthum durch Einlagerung in die

Zellhaut verschieden sein je nach dem Gewebe, welchem sie angehört, je nach der chemischen Beschaffenheit der Zellinhalte der Gewebeschichten, und je nachdem die Zellen passiv gedehnt oder durch andere zusammengedrückt werden. Dies Alles sind indessen blos wahrscheinliche Vermuthungen, die ungefähr die Beziehungen von Wachsthum durch Einlagerung organisirter Theile zu den durch Imbibition und Turgor unmittelbar bewirkten Spannungen andeuten sollen. — Als gewiss ist jedenfalls das festzuhalten, dass diese Einlagerung durch Imbibition und Turgor erst möglich wird, dass diese selbst aber, sowie auch Dehnbarkeit und Elasticität durch Einlagerung verändert werden müssen oder können, indem zugleich das Volumen des wachsenden Theils zunimmt, und, indem dies in verschiedenen Schichten einer Zellhaut, in verschiedenen Gewebeschichten eines Organs in verschiedenem Grade stattfindet, werden Schichtenspannungen entstehen müssen.

Es wird nicht überflüssig sein, noch einige erklärende Bemerkungen, die den Begriff der Spannung betreffen, hier beizufügen.

Jeder Spannung entspricht eine Gegenspannung; wird ein Gewebe, das sich stärker auszudehnen strebt, durch die damit verbundenen gehindert, so sind beide gespannt, das eine negativ, das andere positiv; negativ gespannt mag das passiv gedehnte, positiv gespannt das an seiner Ausdehnung gehinderte oder das comprimirte genannt werden. Dem entsprechend ist in einer turgescirenden Zelle die Haut negativ, der Inhalt positiv gespannt.

Spannung und Gegenspannung müssen, so lange nicht noch Formänderung oder Bewegung stattfindet, einander gleich sein, d. h. die Arbeit, welche der positiv gespannte Theil leisten würde, ist gleich der Arbeit, welche der negativ gespannte durch seine Elasticität leisten würde, wenn man die Verbindung beider aufhöbe, oder die in Action gesetzten Elasticitätskräfte müssen denselben Arbeitswerth haben in zwei Schichten, die gegenseitig gespannt und im Gleichgewicht sind. Denkt man sich z. B. einen Stahlcylinder von 1000 Mm. Länge in einen unten geschlossenen Kautschukschlauch von 500 Mm. Länge, den er ausfüllt, hineingesteckt, und nun den Schlauch so gedehnt, dass er über das obere Ende des Stahlcylinders hinausragt, und dort zugebunden, so hat man ein gespanntes System; der Kautschuk ist negativ, der Stahl positiv gespannt; da das System in Ruhe ist, muss Spannung und Gegenspannung einander gleich sein; d. h. die Theilchen des Kautschuks suchen sich mit derselben Kraft zusammenzuziehen, mit welcher die des Stahls (welche jetzt zusammengedrückt sind) sich von einander zu entfernen suchen.

Zugleich zeigt dieses Beispiel, dass die Grösse der Spannung oder die sogenannte Spannungsintensität an den Dimensionsänderungen, welche die gespannten Schichten im Augenblicke der Befreiung erleiden, durchaus nicht gemessen werden darf. Nehmen wir z. B. an, bei unserem Stahl-Kautschuksystem habe der Stahlcylinder von 1000 Mm. Länge durch den Kautschuk eine Verkürzung von 0,1 Mm. erfahren, während der Kautschukschlauch von 500 auf 1000 Mm. gedehnt werden musste, um das System zu Stande zu bringen. Oeffnet man nun den Schlauch oben wieder, so zieht er sich (vollkommen elastisch gedacht) sofort um 500 Mm. zusammen, der Stahlcylinder aber dehnt sich nur um 0,1 Mm. aus. Die Dimensionsänderung ist also bei dem Kautschuk 5000mal grösser als bei dem Stahl, obgleich die Spannung beider gleich gross war. Die Dimensionsänderung aber bezeichnet nur den Grad der erlittenen Dehnung bei dem Kautschuk und der erlittenen Compression bei dem Stahl. Trennt man nun also die Gewebeschichten eines Internodiums von einander, so bezeichnen die dabei auftretenden Dimensionsänderungen den Grad der Dehnbarkeit und Compressibilität der Schichten sammt der Grösse der Spannung. Nur in einem Fall kann aus den Dimensionsänderungen befreiter, vorher gespannter Schichten auf die Grösse der Spannung geschlossen werden, wenn man es nämlich mit Schichten von gleicher Dehnbarkeit und Compressibilität zu thun hat, und wenn dabei vollkommene Elasticität beider obwaltet. Ganz anders ist es aber bei wachsenden Internodien; hier ändert sich eben immerfort in Folge des Wachsthums die Dehnbarkeit der gespannten Schichten; in einem jungen Internodium ist Epidermis und Holz sehr dehnbar; trennt man sie von dem Mark, so wird dieses sich nur wenig verlängern, weil es nur schwach zusammengedrückt war; die Epidermis und

das Holz jedoch werden sich stark verkürzen, weil sie sehr dehnsam sind und dem Mark nachgaben. Die Dimensionsänderungen der Schichten an einem älteren noch nicht ausgewachsenen Internodium dagegen werden umgekehrt ausfallen; das befreite Mark verlängert sich stark, das befreite Holz aber zieht sich nur unmerklich zusammen, weil es jetzt sehr wenig dehnbar ist und dem Ausdehnungsstreben des Markes nicht folgte; dieses dagegen ist sehr compressibel geblieben und wurde von dem resistenten Holz an seiner Verlängerung gehindert. Wie gross in beiden Fällen die Spannungsintensität war, lässt sich aus den Dimensionsänderungen durchaus nicht bestimmen, diese zeigen uns nur, dass Spannungen bestehen, welche Theile dehnbar und compressibel und welche positiv und negativ gespannt sind[1]. Als Regel hat man festzuhalten, dass, wenn bei der Trennung von Gewebeschichten die eine sich zusammenzieht oder ausdehnt, während die andere scheinbar ihre Länge unverändert beibehält, doch beide Schichten gespannt waren; nur ist die, welche ihre Länge nicht ändert, wenig dehnbar oder wenig compressibel, während die andere diese Eigenschaft in höherem Grade besitzt. Besteht dagegen ein Internodium aus sehr dehnbarer Rinde und sehr compressiblem Mark, so wird man bei der Trennung an beiden sehr starke Längenänderungen wahrnehmen, obgleich die Spannung in unverletzten Internodien nicht gerade so gross gewesen zu sein braucht wie bei einem anderen Internodium, wo die Rinde weniger dehnbar und das Mark weniger compressibel ist, die daher bei der Trennung nur geringe Längenänderungen erkennen lassen. Denkt man sich z. B. in unserem Stahl-Kautschuksystem den Stahl durch einen Kautschukcylinder ersetzt, so würde dieser durch den ihn spannenden Kautschukschlauch sehr stark zusammen gedrückt werden, und bei der Lösung des Systems würde man an dem Schlauch eine geringere Verkürzung, an dem Cylinder aber eine viel grössere Verlängerung im Augenblick der Befreiung wahrnehmen, auch wenn die in Action gesetzten Spannkräfte die gleichen sind wie bei dem Stahl-Kautschuksystem.

§ 15. **Erscheinungen der Gewebespannung in wachsenden Pflanzentheilen**[2]. A) Die Schichtenspannung in einzelnen Zellhäuten kann dadurch nachgewiesen werden, dass man aus Häuten lebender Zellen möglichst

1) Kraus hat in seiner Abhandlung »die Gewebespannung des Stammes und ihre Folgen« (Bot. Zeitg. 1867. No. 109) die Längendifferenzen zwischen dem ganzen Internodium und seinen isolirten Gewebeschichten allgemein als Maass der »Spannungsintensität« benutzt, was nach Obigem unrichtig ist. Isolirt man z. B. an einem älteren Internodium Holz und Mark, so zieht sich jenes kaum merklich zusammen, dieses aber dehnt sich stark aus; demnach wäre das Mark im Internodium sehr gespannt, das Holz nicht, während doch die Spannung beider gleich stark und nur im Vorzeichen verschieden ist; auf p. 112 giebt Kraus übrigens das wahre Verhalten der Gewebeschichten wachsender Internodien richtig an.

2) Die hier zu besprechenden Erscheinungen wurden zuerst von Dutrochet (mémoires pour servir à l'hist. des végét. et des anim. 1837. Bd. II), wenn auch ziemlich oberflächlich, beobachtet; wesentliche Berichtigungen erfuhr die Theorie derselben durch Hofmeister in den Abhandlungen »über die Beugung saftreicher Pflanzentheile« in den Berichten der Königl. Sächs. Ges. der Wiss. 1859; über die durch Schwerkraft bewirkten Richtungen von Pflanzentheilen ibidem 1860; über die Mechanik der Reizbewegungen von Pflanzentheilen. Flora 1862. No. 32 f. — Eine zusammenhängende Darstellung gab ich in meiner Exper.-Physiol. 1865. p. 465 ff. — und sehr ausführliche Untersuchungen lieferte Kraus: bot. Zeitg. 1867, No. 14 ff., wo auch zuerst die durch das Dickenwachsthum des Holzes verursachte Querspannung beschrieben wurde. — Zur Ausbildung der Theorie trugen besonders bei Nägeli und Schwendener im »Mikroskop«, Leipzig 1867, p. 406 ff. — Uebrigens bedürfen die betreffenden Erscheinungen einer viel eingehenderen Untersuchung als bisher, das im Text Gesagte soll dem Anfänger nur die Thatsachen, wie sie sich leicht beobachten lassen, vorführen. Was aber die Auffassung der inneren Vorgänge betrifft, so weiche ich darin weit ab von den Ansichten Hofmeister's (dessen Lehre von der Pflanzenzelle, p. 272 ff.); die Verschiedenheit unserer Ansichten ist eine so vollständige, dass es nutzlos wäre, hier einzelne Differenzpuncte hervorzuheben.

umfangreiche Stücke herausschneidet und in Wasser legt; sind an der Zellhaut äussere weniger quellbare und innere stärker quellbare oder imbibitionsfähige Schichten vorhanden, so erfolgt eine Krümmung des Hautstückes der Art, dass die Aussenseite concav, die Innenseite convex wird. Entzieht man dem Hautstück einen grossen Theil seines Imbibitionswassers dadurch, dass man es in eine Zuckerlösung, in dickes Glycerin oder Alkohol legt, so wird die Krümmung schwächer oder sie geht selbst in die entgegengesetzte Lage über, indem die Innenseite des Hautstückes concav wird, eine Lage oder Krümmung, die durch abermaliges Einlegen des Objects in Wasser wieder in die erste übergeht. Geeignet für diesen Versuch sind schmale Riemen, die man senkrecht zur Oberfläche aus Pollenkörnern von Cucurbita, Althaea, aus Internodienzellen von Nitella herausschneidet.

Offenbar beruht die Krümmung concav auswärts darauf, dass die inneren Hautschichten mehr Wasser in den Flächenrichtungen einlagern als die äusseren, sich also stärker ausdehnen und so die convexe Seite des Systems bilden. Bei Wasserentziehung muss das Entgegengesetzte eintreten. Denkt man sich nun die betreffende Zelle unverletzt, geschlossen, sehr wenig oder gar nicht turgescirend, d. h. ohne Druck zwischen Haut und Inhalt, so wird doch die Innenseite der Haut mit dem Zellsaft in Berührung sein und mehr Wasser einlagern als die dazu minder geeignete Aussenseite; es wird also auch in der unverletzten Zelle eine Spannung der Art obwalten, dass die inneren Hautschichten sich auszudehnen suchen und daran von den äusseren z. Th. gehindert werden. Diese Schichtenspannung wird der Haut an sich eine gewisse Prallheit und Steifigkeit verleihen, die von dem Turgor ganz unabhängig ist. Da aber im normalen Zustand und jederzeit bei wachsenden Zellen auch Turgor vorhanden ist, so wird ausserdem das ganze Schichtensystem auch in toto gedehnt. Wenn man bei dem Herausschneiden schmaler Riemen aus grösseren saftigen Zellen, oder bei der Herstellung sehr dünner, keine ganzen Zellen enthaltender Gewebeplatten schon im Augenblick der Herstellung selbst Krümmungen concav nach aussen erhält, so ist das leicht erklärlich, wenn man beachtet, dass die äussere Schicht, zumal wenn sie cuticularisirt ist, schon vor der Präparation passiv gedehnt war, während die innere imbibitionsfähige Schicht durch Wachsthum ohnehin umfangreicher und durch Berührung mit dem Zellsaft aufgequollen ist; im Augenblicke der Trennung behält die letztere ihr Imbibitionswasser, die äussere stärker gedehnte Schicht aber folgt jetzt ihrer Elasticität und, indem sie sich zusammenzieht, wird sie die concave, jene die convexe Seite des Präparats einnehmen. Es leuchtet aber auch ein, dass durch Wasserentziehung und Wasserzufuhr die oben geschilderten Erscheinungen nun eintreten müssen. Nur in diesem Sinne ist es mir möglich, den Zellhäuten eine Betheiligung an der Gewebespannung zuzuerkennen; ein Betheiligung, die aber in der lebenden geschlossenen Zelle immer eine untergeordnete gegenüber dem Einfluss des Turgors bleiben muss, da durch diesen sowohl die äusseren wie inneren Schichten einer Haut gedehnt sind, jede Aenderung des Turgors also eine Zusammenziehung und Dehnung der ganzen Haut bewirken muss.

Mit Rücksicht auf die vorhandene Literatur ist die Frage nicht ganz ohne Bedeutung, in welcher Beziehung die Imbibition und Quellung der Haut zum Turgor der ganzen Zelle stehen. Denkt man sich eine einzelne turgescirende Zelle, und nimmt man an, es werde durch irgend eine Ursache die Zellhaut (gleichgiltig ob

Schichtenspannung vorhanden oder nicht befähigt, mehr Wasser aus dem Inhalt in sich aufzunehmen als vorher, so entsteht die Frage, ob die Turgescenz dadurch vermehrt oder vermindert wird. Durch die gesteigerte Wasseraufnahme aus dem Inhalt in die Haut wird jedenfalls der Inhalt verkleinert; dem entsprechend würde der hydrostatische Druck auf die Haut kleiner werden, um so mehr, wenn diese durch die gesteigerte Imbibition an Umfang gewinnt. Da sie aber auch an Dicke dabei gewinnen kann, so könnte dabei der Druck auf den Inhalt steigen. Nehmen wir jedoch den einfachsten und ungünstigsten Fall, dass der Umfang der Haut unverändert bleibt, ihre Dicke aber zunimmt, dass sie also nach innen sich ausdehnt, so wird dies dennoch keine Steigerung des Druckes zwischen Haut und Inhalt bewirken können, da das Wasser, welches allein die Verdickung der Haut, also die Verengerung des Lumens bewirkt, aus dem Lumen aufgenommen wird; die Quellung der Haut kann das Lumen höchstens um das Volumen verengern [1], welches das aus dem Lumen entnommene Wasser einnahm. Eine Steigerung des Turgors ist also auch in diesem Falle nicht möglich, noch weniger wenn die Haut dabei an Umfang gewinnt. Dasselbe wird natürlich auch für einen vielzelligen Gewebecomplex gelten. Anders aber wird die Sache, wenn das dem Inhalt durch die Haut entzogene Wasser durch Endosmose ersetzt und so der Turgor wieder erhöht wird; in diesem Falle muss bei gesteigerter Wasseraufnahme der Zellhaut auch der Turgor und das Volumen des ganzen Systems wachsen.

B) Gegenseitige Spannung der Gewebeschichten eines Organs. 1) Spannung in der Längsrichtung, d. h. parallel der Wachsthumsaxe des Organs. Bei Internodien aufrecht wachsender Stengel gewinnt man eine Vorstellung, wenn auch nicht von der Spannungsintensität, so doch von der Art (ob — oder +) und Veränderlichkeit der Spannung der einzelnen Gewebeschichten gegen einander, wenn man die Länge der Internodien misst, sodann die Gewebeschichten ohne Zerrung derselben mit einem scharfen Messer trennt, ihre Länge misst und mit der des ganzen Internodiums vergleicht. Es leuchtet ein, dass die Länge des ganzen Internodiums aus der gegenseitigen Spannung seiner Schichten resultirt, von denen die einen bei den genannten Verfahren kürzer, die andern länger sind als das Ganze, und es ist nach dem früher über die Gegenspannung Gesagten zu beachten, dass, wenn einzelne Schichten nach der Trennung ihre Länge nicht geändert haben, dieses kein Beweis dafür ist, dass sie innerhalb des ganzen Systems nicht gedehnt oder comprimirt gewesen seien, sondern nur dafür, dass sie der bestandenen Spannung eine grosse Resistenz entgegensetzten, die ihre Dimensionsänderung unmerklich klein erscheinen lässt. Aber auch das Gegentheil ist möglich, dass nämlich eine befreite Gewebeschicht deshalb keine merkliche Verkürzung zeigt, weil sie in so hohem Grade dehnbar und unelastisch ist, dass sie dem Zug der positiv gespannten Schichten nur mit äusserst geringem Widerstand folgt, wobei die Elasticitätsgrenze beständig überschritten wird.

1) Wenn ein Wasservolumen $v$ in einen organisirten Körper eindringt und sein Volumen vergrössert, so kann die Volumenzunahme niemals grösser, sondern höchstens gleich $v$ sein; die Wärmeentwickelung bei der Imbibition weist sogar darauf hin, dass eine Volumverminderung eintritt, also dass durch Aufnahme von $v$ Wasser durch Imbibition nur eine Volumensteigerung von $v—d$ bewirkt wird.

Wendet man nun das genannte Verfahren auf Internodien an, die in raschem Längenwachsthum (Streckung) begriffen sind, so findet man allgemein, dass isolirte Streifen der Epidermis, der ganzen Rinde, des Holzes kürzer sind als das ganze Internodium, dass dagegen das isolirte Mark beträchtlich länger ist: jene waren daher negativ, dieses positiv gespannt. Jede isolirte Schicht ist schlaff, während das Ganze durch die gegenseitige Spannung straff und steif war.

Denkt man sich aus einem wachsenden Internodium mit noch nicht verholztem Xylem eine mediane Längslamelle herausgeschnitten, die aussen von zwei Epidermisstreifen begrenzt ist, denkt man sich ferner die Gewebeschichten derselben durch Längsschnitte isolirt und neben einander liegend, und bezeichnen die Buchstaben E (Epidermis), R (Rindengewebe), H (Holz-Xylem), M (Mark) zugleich die nach der Isolirung bestehenden Längen, so ist im Allgemeinen:

$$E < R < H < M > H > R > E,$$

woraus man zugleich ersieht, dass jede Schicht vor der Trennung gegen die nächst innere negativ, gegen die nächst äussere positiv gespannt war. Die Epidermis ist allein passiv gedehnt, das Mark allein passiv zusammengedrückt, oder besser an seinem Dehnungsstreben gehindert.

Die Dehnbarkeit und Elasticität der Gewebe verändert sich während des Längenwachsthums eines Internodiums, wie man aus der Vergleichung verschieden alter Internodien eines Stengels erkennt, und zwar nimmt die Dehnbarkeit des Holzes rasch, die der Epidermis und Rinde langsamer ab, was aus den abnehmenden Verkürzungen dieser Gewebe bei ihrer Isolirung und aus der Verdickung der Zellwände zu erschliessen ist[1]. Das Mark verschieden alter Internodien zeigt verschiedene erst steigende, dann abnehmende Verlängerungen bei der Isolirung; bleibt das Ausdehnungsstreben (Erectilität) des Markes gleich, so muss es sich vermöge der zunehmenden Resistenz der passiv gedehnten Schichten, an älteren Internodien bei der Isolirung mehr verlängern, als an jüngeren; später aber bei oder nach dem Aufhören des Längenwachsthums verliert das Mark seine Erectilität, wie daraus zu schliessen ist, dass es bei der Isolirung aus solchen Internodien weniger, endlich nicht mehr sich verlängert[2], obgleich die Resistenz des Holzes sehr zugenommen hat; denn wäre das Mark jetzt noch ebenso erectil wie vorhin, so müsste es sich, von dem sehr grossen Widerstand des Holzes befreit, jetzt stärker als vorher ausdehnen.

Nach dem eben Gesagten wird man nun die folgenden Zahlen verstehen, wo die Länge des ganzen Internodiums jedesmal = 100 gesetzt, die Verkürzungen als negative, die Verlängerungen als positive procentische Zahlen verzeichnet sind:

---

1) Die abnehmende Dehnbarkeit der Epidermis wurde von Kraus (l. c. Tabellen p. 9) durch Anhängung von Gewichten an Epidermisstreifen bestimmt.

2) Die Beziehung der Gewebespannung zum Wachsthumszustand des Internodiums (d. h. zur Phase seiner grossen Wachsthumsperiode) bedarf neuer und ausführlicher Untersuchung. Die Tabelle III bei Kraus (Bot. Zeitg. 1867) zeigt, dass die grössten Längenunterschiede von Rinde und Mark nicht immer in die Zeit des grössten Längenwachsthums fallen, und dass auch nach dem Aufhören desselben noch Spannungen fortbestehen; es ist jedoch zu bemerken, dass die Methode, nach welcher diese Zahlen gewonnen sind, erheblichen Bedenken unterliegt.

| Pflanze | Nummer der Internodien vom jüngsten zum ältesten fortschreitend. | Längenänderung der isolirten Gewebe in % des ganzen Internodiums. Rinde. | Holz. | Mark. |
|---|---|---|---|---|
| Nicotiana Tabacum . . . . | I—IV . . . . . | — 5,9 | — 1,5 | + 2,9 |
| | V—VII . . . . . | — 3,1 | — 1,1 | + 3,5 |
| | VIII—IX . . . . . | — 3,5 | — 1,5 | + 0,9 |
| | X—XI . . . . . | — 0,5 | — 0,5 | + 2,4 |
| Nicotiana Tabacum . . . . | I—II . . . . . . | — 2,2 | . . . | + 2,3 |
| | III—IV . . . . . | — 1,2 | . . . | + 4,2 |
| | V—VII . . . . . | — 1,0 | . . . | + 2,8 |
| | VIII—IX . . . . . | — 1,8 | . . . | + 2,7 |
| Sambucus nigra. . . . . . | I . . . . . . . . | — 2,6 | — 2,6 | + 4,0 |
| | II . . . . . . . . | — 2,0 | — 2,8 | + 5,5 |
| | III . . . . . . . . | — 1,5 | — 0,0 | + 1,5 |
| Sambucus nigra. . . . . . | I . . . . . . . . | — 0,6 | . . . | + 3,7 |
| | II . . . . . . . . | — 1,6 | . . . | + 5,1 |
| | III . . . . . . . . | — 0,0 | . . . | + 0,9 |
| Sambucus nigra. . . . . . | I . . . . . . . . | — 1,3 | . . . | + 6,5 |
| | II . . . . . . . . | — 1,5 | . . . | +10,1 |
| | III . . . . . . . . | — 0,6 | . . . | + 2,3 |

Diesen aus meinem Handbuch der Experimentalphysiologie (Leipzig 1865, p. 169) entlehnten Zahlen mögen noch einige andere folgen, die aus den Angaben von Kraus (l. c. Tabelle I.) berechnet sind [1].

| Pflanze. | Nummer des Internodiums. I das jüngste. | Längenänderung der isolirten Gewebe in % des ganzen Internodiums. Epid. | Rinde. | Holz. | Mark. |
|---|---|---|---|---|---|
| Nicotiana tabacum (No. 1) | III—IV . . | — 2,9 | . . . | — 1,4 | + 3,5 |
| | V—VI . . | — 2,9 | — 1,3 | — 0,8 | + 2,7 |
| | VII—IX . . | — 2,7 | — 2,1 | — 0,0 | + 3,4 |
| | X—XII . . | — 1,4 | — 0,5 | — 0,0 | + 3,4 |
| | XIII—XV . . | — 1,05 | — 0,0 | — 0,8 (?) | + 4,0 |
| Vitis vinifera . . . . . . | I . . . . . . . . | | — 3,1 | — 1,6 | + 6,0 |
| | II . . . . . . . . | | — 1,7 | — 0,0 | + 8,7 |
| | III . . . . . . . . | | — 2,5 (?) | — 1,0 (?) | + 7,1 |
| | IV . . . . . . . . | | — 0,0 | — 0,0 | + 6,0 |
| | V . . . . . . . . | | — 0,0 | — 0,0 | + 2,7 |
| Sambucus nigra. . . . | I . . . . . . . . | | — 3,1 | — 0,0 | + 0,0 |
| | II . . . . . . . . | | — 1,5 | — 1,0 | + 6,4 |
| | III . . . . . . . . | | — 1,6 | . . . | + 6,5 |
| | IV . . . . . . . . | | — 1,6 | + 0,3 (?) | + 6,1 |
| | V . . . . . . . . | | — 0,2 | + 0,2 (?) | + 0,7 |
| | VI . . . . . . . . | | — 0,5 | — 0,5 | + 0,1 |

1) Kraus hat hier nur die absoluten Zahlen angegeben; ein richtiges Urtheil aber gewinnt man nur aus den procentischen.

| Pflanze. | Nummer der Internodien vom jüngsten zum ältesten fortschreitend. | Längenänderung der isolirten Gewebe in $^0/_0$ des ganzen Internodiums. Rinde. | Holz. | Mark. |
|---|---|---|---|---|
| | | Epid. | R. + H. | Mark. |
| Helianthus tuberosus . . | I—IV . . . . . . | — 4,3 | — 1,7 | + 6,8 |
| | V—VI . . . . . . | — 1,7 | — 0,0 | + 6,6 |
| | VI—VII . . . . . . | — 0,9 | — 0,4 | + 4,4 |
| | VIII . . . . . | — 0,5 | — 0,0 | + 3,2 |
| | IX—XI . . . . . . | — 0,0 | + 0,9(?) | + 2,0 |

Aehnliche Verkürzungen der äusseren Gewebe und Verlängerungen des Parenchyms lassen sich leicht bei wachsenden Blattstielen, z. B. denen von Beta, Rheum, Philodendron u. a. constatiren.

Spaltet man durch einen oder durch zwei kreuzweise geführte Längsschnitte ein wachsendes Internodium oder einen Blattstiel, so krümmen sich die Theile concav nach aussen, offenbar in Folge der Ausdehnung der Marktheile und der Zusammenziehung der äusseren Gewebe; am deutlichsten tritt die Erscheinung hervor, wenn man zuerst eine mittlere Lamelle aus dem Ganzen durch zwei parallele Längsschnitte darstellt, diese flach hinlegt und nun das Mark der Länge nach halbirt; sowie das Messer vorwärts schreitet, krümmen sich auch die beiden Hälften fortschreitend nach aussen concav. Trennt man, statt sie zu halbiren, von jener Mittellamelle von aussen nach innen fortschreitend, dünne Gewebestreifen ab, zunächst einen, der die Epidermis mit enthält, dann einen, der das Rindengewebe, einen, der das Holz enthält, so krümmen sie sich sämmtlich concav nach aussen, weil die an einander grenzenden Schichten sämmtlich auf der Aussenseite negativ, auf der Innenseite positiv gespannt sind, und nun bei der Trennung jedesmal die Aussenseite sich verkürzt, die Innenseite sich verlängert.

Dass gleichzeitige Verkürzung der Aussen- und Verlängerung der Innenseite die Ursache dieser Krümmung ist, folgt ohne Weiteres aus den vorhin angeführten Messungen, kann aber auch direct beobachtet werden, wie folgende Tabelle zeigt; aus wachsenden Internodien von beträchtlicher Dicke wurden Mittellamellen herausgeschnitten, diese flach hingelegt und dann das Mark durch einen Längsschnitt halbirt, der Radius der Krümmung bestimmt, welche jede Hälfte sofort annahm, und dann durch Anlegen einer auf Cartonstreifen gedruckten Millimetertheilung sowohl die Länge der convexen Mark- wie die der concaven Epidermisseite gemessen.

| Name der Pflanze. | Länge des ganzen Internodiums. | Krümmungsradius des Sectors. | Verkürzung der concaven Epidermisseite. | Verlängerung der convexen Markseite. | Halbe Dicke des Internodiums. |
|---|---|---|---|---|---|
| Sylphium perfoliatum. | | | | | |
| Linke Hälfte . . . | 69,5 Mm. | 4 Cm. | 2,8 Proc. | 9,3 Proc. | 3 Mm. |
| Rechte Hälfte . . | 69,5 – | 4 – | 2,4 – | 9,3 – | 3 – |
| Sylphium perfoliatum. älteres Internodium, | | | | | |
| Linke Hälfte . . . | 190 – | 3—4 – | 2,8 – | 9,5 – | 3,5 – |
| Rechte Hälfte . . | 190 – | 3—4 – | 2,6 – | 10,8 – | 4,5 – |
| Macleya cordata. | | | | | |
| Hohl . . . . . . . | 134,5 – | 5—6 – | 0,74 – | 7,1 – | 3,3 – |

Entsprechend den Längenmessungen ganz isolirter Schichten zeigte sich auch bei den Krümmungen halber Mittellamellen, dass die Zusammenziehung der Epidermis geringer ist als die Ausdehnung des convexen Markes. Da eine herausgeschnittene Mittellamelle etwas länger ist als das ganze Internodium, so würde, hätte man ihre Länge zu Grunde gelegt und = 100 gesetzt, die % Verkürzung der Aussenseite grösser, die Verlängerung der Markseite kleiner ausgefallen sein.

Eine beträchtliche Geschwindigkeit des Längenwachsthums, verbunden mit einer gewissen physikalischen Differenzirung der Gewebeschichten, wie wir sie bei den aufrechten Laubsprossen, starken Blattstielen und Ranken finden, scheint im Allgemeinen erforderlich, um die beschriebenen Gewebespannungen hervorzurufen, da man sie bei sehr langsam wachsenden Stammgebilden, wie den dicken Rhizomen, den abwärts wachsenden dicken Ausläufern der Yucca- und Dracaenaarten u. dgl. nicht findet; dass es sich bei dem Zustandekommen der Spannung mehr um eine physikalische, die Elasticität und Dehnbarkeit betreffende Verschiedenheit der Schichten als um morphologische Differenzirung derselben handelt, zeigt die Thatsache, dass sehr kräftige Spannungen auch zwischen den äusseren und inneren Schichten des in sich morphologisch gleichartigen Hyphengewebes der Strünke grosser Hutpilze stattfinden. — Innerhalb der wachsenden Endregion der Wurzeln dagegen, wo zwei morphologisch scharf gesonderte Gewebemassen, ein axiler Fibrovasalstrang umgeben von einer parenchymatischen Rinde verbunden sind, findet man keine so merkliche Spannung, wenn man das Organ durch einen oder durch zwei gekreuzte Längsschnitte spaltet, oder wenn man die Schichten ganz von einander trennt. Da man jedoch leicht constatiren kann, dass die Rinde der Wurzel rascher und länger wächst als der axile Strang [1], so darf man annehmen, dass in der unverletzt wachsenden Wurzel dennoch eine geringe Schichtenspannung existirt, wobei die Rinde positiv, der axile Strang negativ gespannt ist, jedoch erreicht diese Spannung nur selten eine solche Grösse, dass sie bei der Längsspaltung durch Einwärtskrümmung der Theile sogleich sichtbar wird, wahrscheinlich deshalb, weil der axile, noch ganz cambiale Strang so dehnbar ist, dass er dem Zug der Rinde fast widerstandslos folgt. Anders wird es in den älteren, ganz ausgewachsenen Partien der Wurzel hinter dem fortwachsenden Ende (welches nur einige bis 10 Mm. lang ist); wird die Wurzel hier gespalten, so klaffen die Theile gewöhnlich concav nach aussen, wenn auch viel schwächer als innerhalb der wachsenden Region bei aufrechten Stengeln; ziemlich stark ist die Krümmung jedoch bei den Luftwurzeln der Aroideen, wo auch zuweilen die entgegengesetzte Einkrümmung an der Spitze recht auffällig ist.

Die oben für die Stengel angegebenen Spannungszustände beziehen sich sämmtlich auf solche Internodien und Blattstiele, die bereits aus dem Knospenzustand herausgetreten sind; innerhalb der Knospen selbst und besonders am Vegetationspunkt scheinen keine oder nur ebenso geringe Schichtenspannungen zu bestehen, wie in den Wurzelspitzen. Erst mit der fortschreitenden Cuticularisirung der Epidermis, der beginnenden Verdickung der Bastzellen treten die Spannungen deutlich hervor.

Nicht selten behalten einzelne Partien völlig ausgebildeter Organe, zumal von Blättern, die während des Wachsthums erworbenen Schichtenspannungen

1) Die Längshälften gespaltener Wurzeln wachsen tagelang fort und krümmen sich dabei concav auf der Schnittfläche; vergl. Sachs in Arb. des bot. Instit. III. Heft, p. 435 (1873).

bei, die in solchen Fällen besonders gross zu sein pflegen: so ist es bei den Bewegungsorganen, den sogenannten Polstern der periodisch beweglichen und reizbaren Blätter der Papilionaceen, Mimoseen, Oxalideen u. a., auf die wir zurückkommen.

Während in diesen Fällen die eigentlichen Blattstiele und die Internodien, aus denen sie entspringen, schon längst starr geworden sind und keine merklichen Schichtenspannungen mehr zeigen, findet man bei den Bewegungspolstern eine ausserordentliche Verlängerung der parenchymatischen Rinde, wenn man sie von dem axilen, festen Fibrovasalstrang abtrennt, und dem entsprechende heftige Krümmungen, wenn man diese Organe der Länge nach spaltet. Den Gegensatz zu ihnen findet man in den sogenannten Knoten der Grashalme, d. h. in den ringförmigen polsterartigen Verdickungen an der Basis der Blattscheiden; in ihnen ist eine merkliche Spannung nicht vorhanden. Schneidet man eine radiale Lamelle heraus und trennt man sie in innere und äussere Schichten, so treten keine oder sehr schwache Krümmungen ein, während solche in den jungen Internodialstücken, über den Knoten (umhüllt von den Scheiden) aufs lebhafteste sich geltend machen. Hier beruht, wie man annehmen darf, die Spannungslosigkeit oder doch die Geringfügigkeit der Spannung wahrscheinlich auf dem Zusammentreffen zweier Momente, einmal des Aufhörens des Wachsthums des Parenchyms in dem Polster (obgleich es wachsthumsfähig bleibt und unter Umständen neu zu wachsen beginnt), andererseits der Dehnbarkeit der Fibrovasalstränge, die hier innerhalb des Polsters nicht oder erst sehr spät verholzen, nachdem die Zellen derselben Stränge da, wo sie in der dünnen Scheide und im Internodium, verlaufen, längst stark verholzt und starr geworden sind. So lange daher das Parenchym dieser Organe wächst, dehnt es die widerstandslosen Stränge aus, und wenn es zu wachsen aufhört, so bleibt keine merkliche Spannung übrig; bei den Bewegungsorganen periodisch beweglicher und reizbarer Blätter dagegen wird der axile Fibrovasalstrang elastisch resistent, bevor das umgebende Parenchym zu wachsen aufhört; geschieht dies nun, so bleibt eine Spannung übrig, welche durch die ausserordentliche Befähigung zur Turgescenz und Imbibition des Parenchyms noch gesteigert wird.

Versuchen wir es nun, uns Rechenschaft von den Ursachen zu geben, welche es bedingen, dass in den Internodien aufrechter, rasch wachsender Stengel anfangs (im Knospenzustand) die Spannung unmerklich ist, dann stark wächst und endlich in ganz ausgewachsenen Internodien wieder verschwindet, so ist man einstweilen noch mehr auf wahrscheinliche Vermuthungen, als auf wohl bewiesene Sätze hingewiesen.

Das erste Auftreten der Schichtenspannung muss jedenfalls vorwiegend auf Differenzen des Zellhautwachsthums zurückgeführt werden, welche es bedingen, dass die Zellhäute der einen Gewebeschicht weniger rasch als die der andern durch Einlagerung neuer Substanz wachsen; das geschieht zumal bei denen, wo das Dickenwachsthum der Häute später beginnt; das erste Moment bewirkt, dass die langsamer in die Länge wachsenden Gewebeschichten durch die rascher wachsenden passiv gedehnt werden, das zweite Moment aber vermindert ihre Dehnbarkeit in zunehmendem Grade, besonders wenn, wie im Holzkörper der Fibrovasalstränge, mit dem Dickenwachsthum der Zellhäute auch Verholzung verbunden ist, durch welche die Wände hart und resistent gegen Dehnungen werden. Je rascher nun

andererseits im Mark, überhaupt im Parenchym, die dünn bleibenden Zellwände an Umfang (besonders an Länge) durch Flächenwachsthum gewinnen, desto stärker wird die Dehnung der passiv gedehnten Gewebeschichten. Dazu kommt die besondere Fähigkeit der Markzellen, das Wasser aus den älteren Theilen mit grosser Gewalt und Geschwindigkeit einzusaugen und so in den stärksten Turgor zu gerathen, der das Mark abgesehen von dem Flächenwachsthum seiner Zellhäute ausdehnt, eine Dehnung, durch welche die langsamer wachsenden Gewebeschichten ebenfalls beeinflusst werden, und die ihrerseits dazu beiträgt, das Flächenwachsthum der Markzellhäute zu steigern. Sind dann bei zunehmender innerer Ausbildung der Gewebe die Holzbündel wirklich verholzt, wird dabei auch die Resistenz der immer mehr cuticularisirten Epidermis zu gross, so setzen diese Gewebe der ferneren Ausdehnung des Markes (durch Turgor und Wachsthum) einen unüberwindlichen Widerstand entgegen; die weitere Verlängerung des Internodiums wird unmöglich. Das noch vorhandene Ausdehnungsstreben des Markes erlischt, seine Zellen verlieren sogar ihren Turgor, sie geben ihr Wasser oft an benachbarte Gewebe ab und füllen sich mit Luft.

Nach dieser in der Hauptsache gewiss gerechtfertigten Anschauungsweise wäre also der eigentliche Motor des Wachsthums bei den aus dem Knospenzustand herausgetretenen Internodien der Markkörper (überhaupt das dünnwandige Parenchym); erst durch die von ihm ausgehende Zerrung werden auch die anderen Gewebe befähigt, ihr Längenwachsthum zu bewirken, so lange sie überhaupt hinreichend dehnungsfähig sind. Bei der ausserordentlichen Befähigung des Markes, Wasser einzusaugen, ist sogar der Gedanke erlaubt, dass das wachsende Mark den umliegenden Gewebeschichten das Wasser entzieht und ihre Zellen solcherart hindert, kräftiger zu turgesciren, womit ihnen eine der Ursachen des Flächenwachsthums der Häute verkümmert wird; auch ist zu beachten, dass, wie früher gezeigt wurde, die Turgescenz der gedehnten Zellen schon durch die Dehnung selbst gemindert, die der zusammengedrückten Zellen (im Mark) gesteigert wird, womit abermals eine Ursache verschiedenen Flächenwachsthums der Häute gegeben ist. Endlich ist hervorzuheben, dass wenigstens bei Landpflanzen die aus der Knospe austretenden Internodien der Verdunstung ausgesetzt sind; diese Ursache des verminderten Turgors aber wird zunächst die Epidermiszellen und die unter ihnen liegenden Schichten, am wenigsten das Mark treffen.

Der grossen Bedeutung, welche hier dem Turgor für das Längenwachsthum eingeräumt wird, entspricht die Thatsache, dass das Längenwachsthum der Internodien durch Verminderung desselben, d. h. durch Welken der Sprosse, geradezu sistirt, durch Steigerung des Turgors (bei Vegetation in feuchter Luft, in Wasser) beschleunigt wird.

Die nächste und ausgiebigste Ursache der Gewebespannung in einem wachsenden Internodium wäre demnach die verschiedene Befähigung der verschiedenen Gewebe, zu turgesciren, was theils von der Natur ihrer Säfte, theils von der Structur ihrer Zellhäute, theils von ihrer gegenseitigen Lage abhängt. Der durch Imbibition bewirkten Quellung der Häute dürfte eine mehr secundäre Rolle zufallen, da man annehmen darf, dass auch bei geringem Turgor der Zelle die Haut noch Wasser genug findet, um ihr Imbibitionsvermögen zu sättigen. Käme es auf diese Sättigung an, so müssten wohl alle Gewebeschichten, auch bei geringerem, ja auf Null gesunkenem Turgor gleich stark wachsen. Ich denke mir das Verhält-

niss vielmehr so, dass durch die passive Dehnung der Zellhäute, welche der Turgor oder auch die Schichtenspannung in passiv gedehnten Geweben bewirkt, die vollständig durchtränkte Zellhaut erst befähigt wird, in den Flächenrichtungen neue Substanz einzulagern, womit jedoch nicht gesagt ist, dass nicht noch andere Ursachen auf diese Einlagerung mitwirken.

Die Bedeutung des Turgors für das Wachsthum lässt sich gerade an isolirten Markcylindern in ganz auffallender Weise demonstriren, wie noch weiter unten gezeigt werden soll.

Wenn bei der Isolirung die vorher passiv gedehnten Gewebe sich plötzlich verkürzen, das positiv gespannte Mark sich plötzlich verlängert, so muss dieser Vorgang mit einer entsprechenden Formänderung der Zellen verbunden sein [1]; die sich verkürzenden Zellen werden auch im Querschnitt weiter, die sich verlängernden des Markes aber enger werden müssen. Direct messbar sind diese Veränderungen der Querdimensionen jedoch nicht; wie sich leicht berechnen lässt, fallen die zu erwartenden Werthe so gering aus, dass man auf ihre Messung nach gewöhnlichen Methoden verzichten muss.

Jedenfalls folgt aber aus dem Gesagten, dass die passive Längsdehnung der Epidermiszellen u. s. w. im wachsenden Internodium dieselben enger macht, die junge Epidermis also, weil sie zu kurz für die innere Gewebemasse ist, auch zu eng für dieselbe sein muss; ebenso muss das Mark, an seiner Ausdehnung im wachsenden Internodium durch die umliegenden Schichten gehindert, sich in den Querrichtungen auszudehnen suchen, es wird, weil es für die längsgedehnten Gewebe eigentlich zu lang ist, auch zu dick für dieselben sein müssen und sie aus einander zu drängen suchen. Demnach folgt aus dem beobachteten Bestehen der Längsspannung der Gewebeschichten eines in die Länge wachsenden Organes, dass in demselben auch eine Querspannung der Art bestehen muss, dass die äusseren Schichten passiv nach aussen gedehnt werden, während die an ihrer Ausdehnung in die Länge gehinderten Markzellen sich quer zu erweitern suchen.

Wenn man niedrige Querscheiben [2]) aus längswachsenden Organen durch einen radialen Längsschnitt spaltet, so klaffen sie auf, offenbar weil sich die Epidermis in peripherischer Richtung contrahirt, für die inneren Gewebe also vorher zu eng, d. h. passiv gedehnt war. Dagegen scheint das Bestreben an ihrer Längsdehnung gehinderter Markzellen, sich quer zu erweitern, nicht immer durch das umliegende Holz- und Rindengewebe verhindert, sondern oft sogar dadurch unterstützt zu werden, dass diese das Mark umhüllenden Gewebeschichten in Richtung der Peripherie stärker wachsen als das Mark und dem entsprechend es in der radialen Richtung nach aussen zerren. Einen augenfälligen Beweis für dieses Verhalten liefert das so überaus häufige Hohlwerden von Stengeln und Blattstielen innerhalb der Zeit und Region, wo noch lebhaftes Längenwachsthum stattfindet; das Dickenwachsthum des Markes reicht nicht hin, den von dem um-

1) An eine nur einigermaassen erhebliche Volumenänderung der Markzellen bei der Isolirung ist wohl nicht zu denken, wenn man beachtet, dass weder das Wasser des Inhalts noch die mit Wasser durchtränkten Häute durch Druck und Dehnung bei den hier wirksamen Kraftgrössen ihr Volumen ändern. Eine Volumenänderung des ganzen Marks könnte höchstens durch eine Volumenänderung der Intercellularräume in Folge der Formänderung der Zellen eintreten.

2) Sachs: Exp.-Physiol. 1865, p. 471.

liegenden Gewebe umschlossenen und sich erweiternden Raum zu erfüllen, seine Zellen trennen sich in longitudinaler Richtung, und der Holzcylinder bleibt auf seiner Innenseite von einer Markschicht ausgekleidet, deren Längsspannung noch fort besteht. Demonstriren lässt sich das Vorhandensein dieser Zerrung des Markes nach aussen auch in längswachsenden und zugleich rasch an Umfang zunehmenden Internodien mit soliden Markcylindern (Nicotiana, Sylphium perfoliat.), indem man eine frische Querplatte (auf Glas liegend) durch einen axilen Längsschnitt halbirt; statt dass nun die beiden Schnittflächen des Markes parallel neben einander liegen, ziehen sie sich bogenförmig von einander ab, so dass die Holzrindentheile des Schnittes an der Querscheibe einander noch berühren, in der Mitte des Markes aber beide Hälften aus einander weichen. Dies ist ein Zeichen der nach aussen gerichteten Zerrung des Markes und der Tendenz des Holzrindenmantels, sich peripherisch auszudehnen.

Uebrigens beruhen diese Angaben bis jetzt auf wenigen Beobachtungen, von deren Erweiterung bessere Aufschlüsse zu erwarten sind. Vermuthen darf man jedoch schon jetzt, dass in jungen Internodien, bevor die Verholzung des Fibrovasalsystems beginnt, das Mark einen in den Radialrichtungen nach aussen zielenden Druck ausübt, dem sich später, wenn das Wachsthum von Holz und Rinde in tangentialer Richtung stärker wird, eine Zerrung nach aussen beigesellt, die endlich so stark wird, dass sie das quergerichtete Dehnungsstreben des Markes überwiegt, so dass dieses nun wirklich in der Querrichtung passiv gedehnt (und gleichzeitig in longitudinaler Richtung zusammengedrückt) ist, bis endlich seine Zellreihen in der Mitte sich von einander lösen und eine axile Markhöhle entsteht, wenn nicht etwa das ganze Mark seine Säfte verliert und vertrocknet, wie z. B. bei Sambucus nigra u. a. Wenn aus den Beobachtungen von Kraus (bot. Zeitg. 1867 p. 112) hervorgeht, dass die Markzellen wachsender Internodien mikroskopisch gemessen länger sind als die ausgewachsener Internodien, so ist dies nach dem bisher Gesagten dahin zu verstehen, dass die Markzellen endlich ihre Fähigkeit, sich bei der Isolirung longitudinal zu strecken, verlieren; innerhalb des Internodiums sind sie gewiss n i c h t anfangs länger, später wirklich kürzer, sondern dies tritt erst bei der Isolirung ein und beweist, dass die Markzellen zuletzt die Fähigkeit, ihre Form im Augenblick der Isolirung zu ändern, verlieren, also starr werden.

Die hier über die Gewebespannung wachsender Internodien und Blattstiele vorgetragenen Anschauungen finden, wie ich glaube, eine Stütze in der Thatsache, dass auf die plötzliche, sehr kräftige Verlängerung des Markes im Augenblicke seiner Befreiung von den umliegenden Gewebeschichten, eine langsam fortschreitende, aber Tage lang andauernde Verlängerung folgt, während dagegen die passiv gedehnte Rinde und Epidermis nachträglich kaum noch eine erhebliche Verkürzung (aber auch im Wasser liegend keine Verlängerung) erfährt. Diese nachträgliche Verlängerung des isolirten Markes findet in ungemein energischer Weise statt, wenn es im Wasser liegend solches aufnimmt, wie bereits Kraus gezeigt hat, aber die Verlängerung dauert auch (was bisher übersehen wurde) fort, wenn das Mark in trockener Luft sogar geringe Quantitäten seines Wassers verliert.

Der isolirte Markcylinder eines wachsenden Internodiums ist sehr schlaff, dehnbar, biegsam; legt man ihn in Wasser, so wird er in kurzer Zeit straff, steif, elastisch, länger und, wie es scheint, auch dicker: die Verlängerung kann in wenigen

Stunden bis 40 % und selbst mehr betragen. Diese Vorgänge sind erklärlich, wenn man den Markzellen eine sehr kräftige Endosmose zuschreibt[1], vermöge deren sie in hohe Turgescenz gerathen, wobei die Markzellen nicht nur beträchtlich umfangreicher, sondern auch steifer werden müssen (vergl. oben). Die beträchtliche Umfangszunahme aber setzt, bei der Geschwindigkeit des Vorgangs, eine sehr beträchtliche Dehnbarkeit der Zellhäute voraus. Lässt man Markprismen in freier Luft liegen, so verkürzen sie sich selbst unter diejenige Länge, die sie im ganzen Internodium besassen; offenbar ziehen sich, indem der Turgor durch Wasserverlust sinkt, die vorher gedehnten Zellhäute elastisch zusammen.

Sorgt man nun aber dafür, dass isolirte Markcylinder zwar kein Wasser aufnehmen, aber auch nur unbeträchtliche Quantitäten verlieren können, indem man sie in einer Glasröhre oder einen mit trockener Luft gefüllten Glascylinder von etwa 1 Liter Inhalt einschliesst, so verlängern sie sich dennoch Tage lang, wenn auch nicht so beträchtlich wie bei Wasseraufnahme, so doch sehr deutlich, und zwar trifft die Verlängerung vorwiegend die älteren Theile, während die jüngsten sich zuweilen verkürzen. Das Ganze wird an der Oberfläche trocken und dabei steif. Aus zahlreicheren Beobachtungen wähle ich die folgende zur Erläuterung des Gesagten.

Ein Markprisma eines 235,5 mm. langen Sprosstheils von Senecio umbrosus verlängerte sich im Augenblicke der Isolirung um 5,7 % und wog 5,3 Gramm. Es ward durch Tuschestriche in drei Theile getheilt, von denen I das älteste, III das jüngste Stück umfasste; die Längen waren I = 100 mm., II = 100 mm., III = 49,9 mm.

Darauf wurde das Markprisma in ein trockenes Glasrohr gesteckt, dieses beiderseits verkorkt. Nach 14 Stunden zeigten die Theile folgende Veränderungen; I um 4,5 mm., II um 6,5 mm., III um 2,0 mm. (= 4,1 %); dabei hatte das Mark 0,15 Gramm Wasser verloren. Nach abermals 26 stündigem Verweilen in dem Glasrohr waren neuerdings folgende Veränderungen der Theile eingetreten:

Bei I um 2,5 mm., II um 0,5 mm., III verkürzt um 0,5 mm. Dabei war kein weiterer Gewichtsverlust eingetreten, weil die Wand des Glasrohres sich mit feinem Wasserdunst beschlagen hatte.

Das Mark wurde nun in Wasser gelegt, und schon nach 6 Stunden waren folgende Verlängerungen eingetreten:

I um 18 mm., II um 23 mm., III um 11 mm.
oder [2] I um 16,8 % II um 21,6 % III um 21,6 %.

Dabei wurde das Mark beträchtlich dicker und nahm 6,0 Gramm Wasser auf.

Die Trockengewichtsbestimmung ergab, dass es nur 0,22 Gramm feste Substanz enthielt; diese Substanz war nach der Isolirung des Markes mit 5,08 Wasser vereinigt, verlor dann 0,15 Gramm, am Ende des Versuchs aber hatte sie noch 6 Gramm aufgenommen; oder Anfangs enthielt das Mark 4,23 %, am Ende nur 1,97 % feste Masse. Versuche dieser Art zeigen, dass das Mark der jüngsten

---

1) Die Concentration der Parenchymsäfte ist trotz der heftigen Wassereinsaugung sehr gering, wie die Thatsache beweist, dass ich in solchen Markcylindern nur 5—2 % Trockensubstanz fand, wovon doch ein beträchtlicher Theil auf die Zellhäute und das Protoplasma entfällt.

2) Nämlich verglichen mit der Länge vor dem Einlegen in Wasser.

Internodien sein Wasser am leichtesten durch Verdunstung verliert, wie aus der Verkürzung folgt; Kraus kam durch andere Versuche zu demselben Resultate und zeigte ausserdem, (nicht im Gegensatz, wie er sagt, sondern in Uebereinstimmung damit), dass das ältere Mark wachsender Internodien das Wasser energischer anzieht und sich dabei stärker ausdehnt als das jüngere. (Kraus l. c. p. 123).

Fragt man nun, wie die Verlängerung des Markes trotz des, wenn auch kleinen Wasserverlustes zu denken sei, so wird man zunächst beachten müssen, dass die Oberfläche desselben unter den genannten Bedingungen auffallend trocken wird. Es ist kaum möglich, diese bedeutende Austrocknung der Oberfläche auf den geringen Wasserverlust, den die Wägung des Ganzen ergiebt, zu schieben, wahrscheinlich ist es vielmehr, dass die inneren Markzellen den äusseren das Wasser entziehen und sich dabei verlängern; die äussern aber würden sich verkürzen, wenn sie nicht durch die innern gedehnt würden. Dass dies wirklich der Fall ist, zeigt die Steifheit des Markes in diesem Zustand, die von der zwischen trockener Aussenschicht und saftiger Innenmasse bestehenden Spannung herrührt; halbirt man nämlich das Markprisma der Länge nach, so klaffen die Theile nach aussen, zuweilen krümmt sich die Aussenseite sogar sehr kräftig concav. Wenn nun die innern Markzellen im Stande sind, den äussern das Wasser zu entziehen, so darf man annehmen, dass auch die äusseren Markzellen im Stande sind, dem umliegenden Holz und überhaupt den peripherischen Geweben Wasser zu entziehen, diese dadurch an kräftiger Turgescenz zu hindern, wodurch ihr Wachsthum verlangsamt wird zu Gunsten des Markes, von dem sie nun passiv gedehnt werden. Beachtenswerth ist dabei, dass die Markzellen bei einem Minimum von gelösten Stoffen in ihrem Inhalt dennoch so kräftig das Wasser einsaugen, es umliegenden Geweben entziehen, die offenbar viel reicher an Inhaltsstoffen sind.

Aus den mitgetheilten Beobachtungen ergiebt sich nun auch von selbst, warum Längshälften oder Längsviertel von Sprossen in Wasser gelegt sich so ausserordentlich stark nach aussen krümmen, und warum eine, wenn auch geringere, aber lange Zeit zunehmende Krümmung auch dann eintritt, wenn man derartige Stücke in einem verschlossenen Glas mit anfangs trockener Luft liegen lässt.

2) Querspannung, verursacht durch nachträgliches Dickenwachsthum des Holzes. Es wurde weiter oben darauf hingewiesen, dass schon während des Längenwachsthums und verursacht durch die Längsspannung auch Querspannungen auftreten, deren genauere Kenntniss von der Zukunft zu erwarten ist. Mit dem Beginn des durch den Cambiumring vermittelten Dickenwachsthums des Stammes tritt eine neue Ursache der Gewebespannung und zwar in radialer und peripherischer Richtung wirkend auf, und diese Querspannung dauert im Allgemeinen so lange wie die Thätigkeit des Cambiumringes. Die durch den letzteren erzeugten Gewebeschichten haben zunächst das Streben, sich in tangentialer Richtung mehr auszudehnen, als dem von der Epidermis und der primären Rinde umschlossenen Raum entspricht; diese äusseren Gewebe werden demnach in peripherischer Richtung gedehnt, und da sie elastisch sind und sich zusammenzuziehen suchen, üben sie in den radialen Richtungen einen Druck auf das Cambium und seine Producte, das Holz und die secundären Rindenschichten. Dazu kommt aber noch, dass die auf der Innenseite des Cambiums erzeugten Holzringe in tangentialer Richtung stärker wachsen als die auf der Aussenseite

erzeugten Phloëmgewebe, welche dadurch passiv gedehnt werden. Demnach besteht während des Dickenwachsthums im Querschnitt des Stammes ein Spannungsverhältniss der Art, dass jede Gewebeschicht auf ihrer Aussenseite peripherisch gedehnt, auf ihrer Innenseite in radialer Richtung gedrückt ist, oder dass jede Gewebeschicht auf der Aussenseite negativ, auf der Innenseite positiv gespannt ist. Trennt man die einzelnen Schichten einer Querscheibe, nämlich Epidermis, primäre Rinde, secundäre Rinde (Phloëm), Holz, und vergleicht man ihre Umfangslängen, so hat man also für die Querspannung:

$$E < R < Ph < H$$

Mit zunehmendem Dickenwachsthum steigert sich die Querspannung, wie aus den ausführlichen Untersuchungen von Kraus hervorgeht, d. h. trennt man an einer Querscheibe des Stammes oder einem verholzten Aste die Gewebeinge von einander, indem man sie durch einen Längsschnitt spaltet und dann in Richtung der Peripherie von einander ablöst, so ziehen sie sich um so mehr zusammen, je näher sie dem Umfang liegen, und die Zusammenziehung, verglichen mit dem Umfang, den das Ganze hatte, ist um so beträchtlicher, je älter die Querscheibe ist. Die Zerrung, welche bei der Querspannung die Zellen der Epidermis und primären Rinde erfahren, erkennt man mikroskopisch auf dem Querschnitt sehr leicht, wenn man, zumal bei rasch in die Dicke wachsenden Stauden, wie Helianthus, Ricinus, an Zweigen von Ribes u. s. w. junge Internodien mit solchen, die bereits einige Wochen oder Monate lang Holz gebildet haben, vergleicht; man sieht an der Form der Zellen, dass sie in peripherischer Richtung gewaltsam gezerrt werden (Fig. 56) und in Folge dessen in tangentialer Richtung stark gewachsen sind, durch radial gestellte Längswände werden die so veränderten Zellen gefächert. Endlich aber folgen Epidermis und primäre Rinde dem peripherischen Zuge nicht mehr, es entstehen Längsrisse im Rindengewebe, gewöhnlich nachdem die Korkbildung begonnen hat. Wenn nun an älteren Stammtheilen Periderm und Borke sich gebildet haben, so sind es diese secundären Hautgewebe, welche eine beständige Zerrung in peripherischer Richtung erfahren und demzufolge einen radialen Druck auf das lebendige Phloëm, Cambium und Holz üben. Die nächste Folge dieser von den inneren wachsenden Geweben ausgeübten Dehnung ist das Aufreissen der Borkeschichten vorwiegend in longitudinaler Richtung. Die Form der Risse hängt jedoch von dem Verlauf der Bastbündel, die bereits in die Borkebildung hineingezogen sind, und von dem sonstigen Zusammenhang der Gewebe ab. Wächst ein Stammtheil nicht als Cylinder oder schlanker Kegel, sondern nimmt er die Form einer kugeligen Anschwellung an, wie bei Beaucarnea und Testudinaria, so reissen die Peridermschichten in Form ziemlich regelmässiger Polygone aus einander, welche die sphärische Oberfläche des Stammes wie Schilder bedecken. Zugleich zeigen diese Beispiele einer sphärischen Schichtenspannung, dass auch bei Monocotylen mit nachträglichem Dickenwachsthum des Stammes ähnliche Spannungen erzeugt werden, wie bei der Thätigkeit der ächten Cambiumringe; denn hier ist derselbe durch einen Verdickungsmantel ersetzt, in welchem beständig neue Lagen von Fibrovasalsträngen und zwischenliegendem Parenchym erzeugt werden (vergl. p. 130. Fig. 104).

Es leuchtet ein, dass, bevor die Borke reisst, oder bestehende Risse sich erweitern und nach innen vordringen, die Querspannung eine gewisse und bei der grossen Festigkeit der Borke sehr bedeutende Kraft erreichen muss, dass aber im

Moment des Reissens selbst wenigstens ein Theil der Spannung ausgeglichen wird: daher kommt es offenbar, dass man, wie Kraus angiebt, an Stämmen oberhalb der Stelle, wo die Borkenabschuppung beginnt, ein Maximum der Querspannung gemessen in der oben angegebenen Art, findet. Aber auch bei einjährigen Stämmen mit lebhaftem Dickenwachsthum, wie Helianthus, Dahlia u. a. nimmt die Querspannung, wenn man sie vom Gipfel abwärts nach der Wurzel hin untersucht, nicht immerfort zu, sondern zeigt in einer mittleren Höhe ein Maximum, indem tiefer unten am Stamm geringere Spannung herrscht. Erklärlich ist diese Erscheinung, wenn man bedenkt, dass durch den lange anhaltenden Druck, den die Rinde von innen her erfährt, ihre Elasticitätsgrenze nach und nach überschritten wird, und dass zugleich die gezerrten Zellwände durch Intussusception wachsen, also einen Theil ihrer Dehnung durch Einlagerung neuer Substanz ausgleichen.

Während wir als den Hauptfactor der longitudinalen Spannung wachsender Internodien und Blattstiele vor der Verholzung den Turgor des Markes und seine enorme endosmotische Kraft hinstellen durften, ist es dagegen wahrscheinlich, dass bei der Querspannung ganz vorwiegend die Imbibition und Quellung der Zellhäute in Wirksamkeit tritt. Das Holz, von welchem die Querspannung vorwiegend ausgeht, ist im fertigen Zustand für eine Ausdehnung durch Turgor kaum geeignet; bei den gehöft getüpfelten Zellen und Gefässen fällt dieser ohnehin weg, die geschlossenen Holzzellen, wenn bei ihnen auch Turgescenz möglich ist, können sich doch nicht stark ausdehnen, da ihre eigene Wand und die sie umgebenden Holzelemente viel zu wenig dehnbar sind, um unter dem Einfluss des hydrostatischen Druckes in den geschlossenen Holzzellen sich erheblich auszudehnen. Dagegen wurde oben bereits gezeigt (§ 13), welche beträchtliche Dimensionsänderungen das Holz zumal in Richtung der Peripherie und des Radius durch blosse Imbibition und Quellung erfährt. Jede neu entstandene Holzlage auf der Innenseite des Cambiumringes hat das Streben, sich in peripherischer Richtung zu erweitern, so lange der Wasservorrath hinreicht, eine entschiedene Quellung der Häute hervorzurufen. Dadurch wird aber das cambiale Gewebe in tangentialer Richtung gedehnt; die so bewirkte Erweiterung seiner Zellen wird hier durch Turgescenz unterstützt und bei der Dünnwandigkeit der Cambiumzellen darf man annehmen, dass es gerade der Turgor derselben ist, der das Cambium vor dem Zerquetschtwerden zwischen Holz und Rinde schützt. Die Schichten der secundären Rinde sind für kräftige Dimensionsänderungen durch Quellung kaum geeignet; denn die Bastfasern sind zwar dickwandig, aber meist nicht so gelagert, um eine durch Quellung an Umfang zunehmende Schicht zu bilden, das saftige Rindenparenchym ist durch die Dünnheit seiner Wände für starke Ausdehnung durch Quellung nicht geeignet und, wie die Erfahrung zeigt, nimmt es auch durch Turgescenz nicht stark an Umfang zu. Periderm und Borke endlich trocknen aus und ziehen sich dabei, wenn auch unbeträchtlich, doch mit namhafter Gewalt zusammen.

Die alljährlich wiederkehrende Erfahrung zeigt, dass die Risse in der Borke, zumal dickerer Bäume, am Ende des Winters, Februar und März, sich vertiefen und erweitern, offenbar in Folge der starken Quellung des Holzkörpers, der in dieser Zeit am wasserreichsten ist, während die Borke in der trockenen Winterluft Zeit hatte, stark auszutrocknen und sich zusammen zu ziehen. Sind nun die Risse in Folge der starken so erzeugten Spannung erweitert, was man leicht an

den frischen Rissflächen erkennt, so beginnt in Folge des feuchten Frühjahrswetters die Borke zu quellen, die Spannung zwischen ihr und dem Holz wird viel geringer, und jetzt beginnt von neuem die Holzbildung im Cambium; indem während des Sommers der Holzkörper dicker wird, trocknet auch die Borke aus und wird enger; die Spannung zwischen aussen und innen wächst abermals, um im folgenden Frühjahr wieder sich auszugleichen. So entsteht nicht nur eine jährliche Periode der Querspannung, sondern diese ist auch, wie wir unten sehen werden, die Ursache der Bildung von Frühjahrs- und Herbstholz in den Jahreslagen des Holzkörpers.

Das in diesem Paragraphen Gesagte liesse sich in Kürze so zusammenfassen: die anfangs homogenen Gewebe differenziren sich zunächst derart, dass chemisch-physikalische Verschiedenheiten zu Stande kommen, in deren Folge gewisse Schichten, zumal das Mark, stärker als andere das im Gewebe vorhandene Wasser einsaugen und deshalb stärker wachsen, wodurch die minder turgescirenden, an sich langsamer wachsenden, einer passiven Zerrung ausgesetzt sind, die ihr Wachsthum vermittelt. Nach Aufhören des Längenwachsthums ist es vorwiegend die stärkere Imbibition und Quellung des Holzes, welche die umhüllenden Gewebeschichten auseinanderdrängt und ihr peripherisches Wachsthum beeinflusst.

Demnach hängt die Grösse der Längs- und Querspannung vorwiegend von der Wasserzufuhr in das turgescirende Mark und das quellende Holz ab; jede Verminderung der Turgescenz im Mark wird eine Verkürzung desselben und somit auch Verkürzung und Erschlaffung des ganzen Sprosses, soweit er gedehnte Schichten enthält, bewirken, was mit der Beobachtung vollkommen stimmt, insofern welkende, d. h. durch Transpiration wasserarm gewordene Sprosse nicht nur kürzer, sondern auch schlaff werden. Ebenso muss jede Verminderung des Imbibitionswassers im Holz die Querspannung vermindern und den Gesammtdurchmesser verkleinern. Dagegen braucht ein geringer Wasserverlust der peripherischen, passiv gedehnten Gewebe nicht unmittelbar eine bedeutende Steigerung ihres Strebens, sich zusammenzuziehen, zu bewirken, da ihre Dimensionsänderungen durch Turgor und Imbibition weit unbeträchtlicher sind als bei jenen.

Sind nun Ursachen vorhanden, welche einen täglichen, periodischen Wechsel des Wassergehaltes der Gewebe bedingen, so wird daraus auch ein periodisches Auf- und Abschwanken der Längs- und Querspannung resultiren. Eine solche tägliche Periode der Gewebespannung wurde von Kraus (l. c. p. 122) in der That aufgefunden, und zwar in der Form, dass die durch die Längendifferenz des Markes und der Rinde gemessene Längsspannung sowohl als die durch das Klaffen der abgelösten Rinde verholzter Stämme gemessene Querspannung unter den normalen Lebensverhältnissen vom frühesten Morgen an bis zum Mittag oder zu den ersten Nachmittagsstunden abnimmt (ein Minimum erreicht) und dann wieder zunimmt, um am frühen Morgen ein Maximum zu gewinnen. Auf ganz anderem Wege fand Millardet (siehe weiter unten) diese Periodicität bestätigt, und da seine Objecte eine genaue Messung zuliessen, beobachtete er ausserdem eine meist geringere Hebung der Spannung am Nachmittag. Trotz der z. Th. entgegenstehenden, meist aber bestätigenden Angaben von Kraus bin ich geneigt, diese Periodicität ganz vorwiegend oder allein dem wechselnden Wassergehalt der Pflanze zu den verschiedenen Tageszeiten zuzuschreiben. Wenn während der Nacht die Transpiration sehr vermindert wird, so muss der Wassergehalt der Pflanze und mit ihm die Spannung steigen, umgekehrt wird die bis zum Nachmittag zunehmende Transpiration die Spannung vermindern. Es fehlt hier an Raum, die entgegenstehenden Angaben der Beobachter hinreichend zu würdigen, z. Th. wird dieses ohnehin im Folgenden geschehen. Nur möchte ich gleich hier darauf hinweisen, dass die Periode, zumal der Längsspannung, vielleicht auch unmittelbar vom Licht (d. h. nicht insofern die Strahlung wärmt und die Verdunstung steigert) mit abhängig sein könnte (was jedoch durch die Versuche von Kraus l. c. p. 125 nicht bewiesen wird). Was dagegen die Existenz einer von Temperatur, Licht und Wassergehalt unabhängigen täglichen Pe-

riode betrifft, so würde ich zur Annahme einer solchen erst dann mich entschliessen können, wenn jede andere Erklärung der Erscheinungen unmöglich wäre; das ist gegenwärtig nicht mehr der Fall; bei dem innigen Zusammenhang und dem gegenseitigen Bedingtsein von Wachsthum und Gewebespannung, bei der von mir gefundenen Thatsache[1]), dass die tägliche Periode des Längenwachsthums in allen Einzelnheiten mit der von Millardet und Kraus beobachteten täglichen Periode der Spannung übereinstimmt, und demnach nur durch den Wechsel von Temperatur und Licht hervorgebracht wird, halte ich es für sehr wahrscheinlich, dass auch die tägliche Spannungsperiode insofern von diesen Agentien abhängt, als sie einerseits das Wachsthum und durch dieses die Spannung beeinflussen, andererseits aber den Wassergehalt des Gewebes durch Transpiration und Wasserzufuhr von den Wurzeln her verändern. Wie alle anderen periodischen Erscheinungen des Pflanzenlebens bedarf auch die der Gewebespannung einer sehr sorgfältigen Untersuchung der äusseren Ursachen, bevor man zu dem letzten Auskunftsmittel greift, innere periodische und ganz unerklärliche Aenderungen anzunehmen.

§ 16. **Veränderung des Wachsthums durch Druck und Dehnung.** Auf sehr verschiedene Weise kann es geschehen, dass Zellentheile oder ganze Gewebemassen Druck und Dehnung erfahren: einerseits findet das in ganz normaler Art, in Folge der Gewebespannung statt, andrerseits können mehr zufällige, äussere Umstände dahin wirken, dass einzelne Zellen oder Gewebemassen durch feste Körper stellenweise gedrückt oder gedehnt werden, oder es werden gespannte Gewebe zufällig von Druck oder Dehnung, denen sie normal unterliegen, befreit. Die zahlreichen Erscheinungen, welche darauf hindeuten oder beweisen, dass auf diese Weise das Wachsthum verändert wird, sind aber bis jetzt von diesem Gesichtspunct aus nur in einigen Fällen genauer untersucht; das Folgende soll daher nur jüngeren Botanikern eine wahre Fundgrube neuer Entdeckungen aufweisen, deren Ausbeute sicherlich zur Begründung einer mechanischen Theorie des Wachsthums viel beitragen würde.

1) **Druck von innen her**, durch den sie ausgedehnt wird, erfährt jede Zellhaut, so lange die Zelle turgescirt. Da nun die tägliche Erfahrung des Mikroskopikers lehrt, dass alle wachsenden Zellen turgesciren, dass dagegen jede des Turgors unfähige Zelle, welche in der Haut Oeffnungen besitzt, nicht mehr wächst; da ferner welkende Internodien, Blätter und Wurzeln zu wachsen aufhören, dagegen um so stärker wachsen, je lebhafter sie turgesciren, so darf man wohl annehmen, dass der Turgor eine wesentliche Bedingung des Zellhautwachsthums ist. Einigermaassen begreiflich erscheint dies, wenn man die in § 1 (III. Buch) angedeutete, von Nägeli ausgebildete Theorie des Wachsthums und die Versuche von Traube mit künstlichen Zellen zu Grunde legt; man darf dann annehmen, dass bei der Dehnung der Zellhaut durch den hydrostatischen Druck des Saftes die mit Wasser erfüllten Zwischenräume der festen Zellhautpartikeln sich ein wenig vergrösern und so zur Einschiebung neuer fester Substanz Raum gewonnen wird, worauf die Dehnung durch den Turgor von neuem beginnt und denselben Effect hervorruft.

Die jedesmalige Dehnung an irgend einer Stelle der Haut und die ihr entsprechende neue Einlagerung wird aber von der inneren Beschaffenheit der Haut selbst vorwiegend abhängen: nicht nur verschiedene Stellen der Haut werden sich in ihrer Dehnbarkeit unterscheiden, sondern auch an demselben Hautstückchen

1) Sachs: Arbeiten des botan. Instituts zu Würzburg 1872. Heft II, p. 168.

wird die Dehnbarkeit in longitudinaler Richtung eine andere sein können als in tangentialer oder schiefer Richtung, wie schon die Quellungserscheinungen der Zellhäute erkennen lassen. Dass aber eine solche Verschiedenheit der Dehnbarkeit in verschiedenen Richtungen wirklich allgemein besteht, zeigt ohne weiteres die Thatsache, dass wachsende Zellen die mannigfaltigsten Umrisse, cylindrische, sternförmige u. s. w. annehmen, da doch bei gleichartiger Dehnbarkeit der Haut nach allen Richtungen hin die Zellen sämmtlich unter dem Einfluss des Turgors kugelig, oder bei gegenseitigem Druck polyedrisch werden müssten. Mit diesem Wenigen ist aber auch so ziemlich Alles gesagt, was wir gegenwärtig über die Beziehung von Dehnbarkeit, Turgor und Wachsthum durch Intussusception wissen. Hervorzuheben ist noch, dass in Uebereinstimmung mit Obigem die Zellen um so dünnwandiger, ihre Wände also um so dehnbarer zu sein pflegen, je rascher sie an Umfang zunehmen; das Dickenwachsthum der Haut beginnt gewöhnlich erst dann, wenn die Umfangszunahme abnimmt oder bereits aufgehört hat.

Verursacht nun die durch den Turgor bewirkte Dehnung der Zellhaut ihr Flächenwachsthum, so wird etwas Aehnliches auch dann eintreten müssen, wenn die Zellhaut bei geringem Turgor auf andere Weise durch (für sie äussere) Kräfte gedehnt wird, wie es bei der Epidermis und Rinde der Sprosse in Folge der Gewebespannung geschieht. Wenn an langen Internodien und Blättern diese Zellen allgemein vorwiegend in longitudinaler Richtung wachsen, an breiten Blattflächen dagegen zu polygonalen Tafeln werden, so darf man dies wohl zum Theil auf die hauptsächlich longitudinale Zerrung derselben in dem ersten, ihre allseitige Zerrung in den Flächenrichtungen im zweiten Fall zurückführen.[1] Dass die Zellen der primären Rinde an rasch in die Dicke wachsenden Sprossen nicht nur in tangentialer Richtung gezerrt werden, sondern auch in dieser Richtung lebhaft wachsen[2], wurde schon erwähnt.

2) Druck von aussen her auf die durch Turgor gedehnte Zellhaut findet sich in sehr einfacher Form, wenn an der Spitze fortwachsende Zellen auf feste Körper treffen, wie die Wurzelhaare der Landpflanzen auf die Körnchen des Bodens[3]. Die sehr dünnen und dehnbaren Häute legen sich hier der unregelmässigen Oberfläche der Körper fest an, ähnlich wie wenn man einen eckigen Körper von aussen her auf eine mit Wasser gefüllte elastische Blase drückt; allein später behalten sie, auch wenn der Druck aufgehoben wird, die so erlangten Umrisse, offenbar in Folge von Einlagerung neuer Substanz, welche die anfangs nur durch Dehnung bewirkte Form bleibend macht. Das Entgegengesetzte findet statt, wenn der äussere Druck auf die Zellhaut aufgehoben wird. Einen sehr einfachen Fall bietet in dieser Hinsicht die Tüllenbildung in den Gefässen (vergl. p. 27 I. Buch). Die Tüllen entstehen da, wo die dünne, nicht verholzte wachsthumsfähige Zellhaut einer Holzparenchymzelle die offenen Tüpfel eines benachbarten Gefässes begrenzt, indem das über die Oeffnung gespannte Hautstück, welches durch den Druck des eigenen Zellsaftes in die Tüpfelöffnung hineingedrückt wird,

---

1) Specielleres über den möglichen Einfluss der Gewebespannung auf die Bildung der Spaltöffnungen vergl. bei Pfitzer: Jahrb. f. wiss. Bot. VII, p. 542.

2) Ueber die Abhängigkeit der radialen und peripherischen Reihenlagerung der Zellen auf dem Querschnitt von dem Dickenwachsthum vergl. die klare Darstellung Nägeli's, in dessen »Dickenwachsthum des Stengels bei den Sapindaceen«. München 1864, p. 13 ff.

3) Sachs: Exper.-Physiol. p. 186.

nun papillös sich auswölbend durch die enge Oeffnung hervortritt und in dem freien Raum des hohlen Gefässes sich mächtig ausdehnt. So lange das junge Gefäss selbst noch Saft enthält und turgescirt, hält sein Turgor dem der benachbarten Zelle das Gleichgewicht: wird aber der Zellsaft des Gefässes resorbirt, so folgt die das Tüpfel überspannende Haut dem nun einseitigen Druck und wächst in dieser Richtung. Künstlich lassen sich durch Aufhebung des Druckes, den Zellen durch ihre benachbarten Gewebe erfahren, ähnliche Vorgänge hervorrufen; so z. B. quillt das Cambium an querdurchschnittenen Holzzweigen aus der Schnittfläche in Form eines sich verbreiternden Wulstes zwischen Rinde und Holz über die Schnittfläche hervor, wenn diese in feuchtem Sand oder feuchter Luft gehalten wird. Dieser sogenannte Callus entsteht durch Wachsthum der unverletzten dem Schnitte nächsten Cambium- und benachbarten Rindenzellen zunächst in der Längsrichtung, wo sie vorher durch die nun weggeschnittenen an der Verlängerung gehindert waren; über den Schnitt hervorgetreten wachsen sie nun auch, getrieben durch den Turgor, seitlich stärker als vorher; Theilungen durch Querwände und Längswände folgen diesen Vorgängen.[1] Die weitere Ausbildung eines solchen Callus an den Stellen, wo Aeste abgeschnitten worden sind, führt zu den bekannten Ueberwallungen der Wundflächen. — In zufällig hohl gewordenen Internodien von Phaseoluskeimpflanzen fand ich (1854) die Markzellen, welche die Höhlung umgaben, zu keulenförmigen oder kugeligen Papillen in den Hohlraum hineingewachsen, Theilungen waren erfolgt und Zellkerne in den so entstandenen Zellen vorhanden. Dieselben Markzellen, welche an ihren freien, der Bildung zugewandten Hautflächen dieses lebhafte Wachsthum zeigten, würden, wenn das Mark solid geblieben wäre, ihre polyedrische Form behalten haben, weil jede Wandfläche dem Druck zweier benachbarten Zellsäfte ausgesetzt gewesen wäre: durch die Entstehung der Höhlung jedoch blieb nur der einseitige Druck des Turgors einer Zelle übrig, der nun das freie Hautstück hinauswölbte und ein lebhaftes Flächenwachsthum darin veranlasste[2]. Diese und andere Erscheinungen zeigen, dass es oft genügt, nur den Druck, dem die Gewebe und einzelne Zellen normal unterliegen, zu beseitigen, um die nun freien Wandflächen zu einem lebhaften Wachsthum nach dem freien Raum hin zu veranlassen, wobei wenigstens anfangs offenbar die Dehnung der freien Hautflächen durch den Turgor der eigenen Zelle, welchem früher durch den Turgor der Nachbarn das Gleichgewicht gehalten wurde, die Ursache des neuen Wachsthums ist. Dass bei weicheren Geweben aber ein sehr unbedeutender Druck von aussen her genügt, ihr Wachsthum an der berührten Stelle zu sistiren, zeigen manche grosse Pilze, welche sich im Laubboden der Wälder entwickeln und mit ihren Hutrande leichte, lose liegende Blätter, Holzstückchen u. dgl. umwachsen, umwallen, zuweilen ganz umschliessen. Offenbar hindert hier der unbeträchtliche Druck von Aussen das Flächenwachsthum der berührten Zellhäute, während die benachbarten sich seitlich ausbreiten und den Körper umfassen.

Den auffallendsten Effect aber übt ein schwacher Druck auf das Wachsthum der Ranken, insofern hier das Längenwachsthum der nur leise gedrückten Zellen

1) Ausführlicheres darüber in einer später erscheinenden Arbeit von Dr. Prantl.

2) Aehnliche Erscheinungen gelang es Prantl künstlich an Knollen von Dahlia hervorzurufen.

entschieden verlangsamt, (zuweilen sistirt) wird, während die Zellen der freien Gegenseite sich kräftig verlängern, wie der Längsschnitt einer um eine dünne Stütze gekrümmten Ranke auf den ersten Blick auch ohne Messung zeigt. In welcher Beziehung der in radialer Richtung wirkende schwache Druck (meist wohl verbunden mit Reibung) auf das Längenwachsthum wirkt, ist jedoch durchaus unbekannt. Ganz ähnliche Erscheinungen zeigen die Haupt- und Nebenwurzeln der Keimpflanzen (z. B. von Zea, Faba, Pisum); lässt man sie in einem feuchten Raum wachsen, und sorgt man dafür, dass die wachsende Stelle von einer Seite von einem festen Körper, z. B. einer Stecknadel (oder anderen Wurzel) gedrückt wird, so krümmt sich die Wurzel, einer Ranke ähnlich, um den sie drückenden Körper, indem die berührte Seite langsamer als die freie in die Länge wächst. Offenbar in Folge eines ähnlichen Einflusses des Druckes auf das Längenwachsthum schmiegen sich die Luftwurzeln der Aroideen und Orchideen an feste Körper dicht an, ihren Unebenheiten genau folgend. Aber auch einzellige Schläuche, wie Pilzfäden und Pollenschläuche (Fig. 479) werden durch die Berührung mit einem anderen (festen) Körper veranlasst, sich ihm dicht anzuschmiegen, indem sie an ihm hinwachsen. In diesem einfachsten Fall, wo der hydrostatische Druck in der Zelle überall derselbe ist und die Haut dehnt, kann es nicht zweifelhaft sein, dass der Druck von aussen auf das Wachsthum der Zellhaut, unabhängig von dem Turgor verlangsamend einwirkt, während es an den nicht berührten Stellen ungehindert fortschreitet.

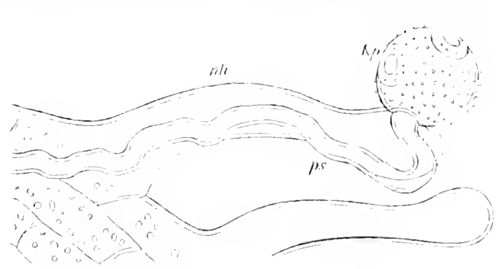



Fig. 479. Keimendes Pollenkorn *Kp* von Campanula rapunculoides; der Pollenschlauch *ps* schmiegt sich dem Narbenhaar *nh* dicht an.

Die mechanischen Vorgänge jedoch, durch welche ein das Organ in radialer Richtung treffender Druck das Längenwachsthum desselben auf dieser Seite behindert, sind unbekannt; vor Allem wird es sich dabei um Entscheidung der Frage handeln, ob die Druckwirkung unmittelbar die Zellhaut trifft oder etwa durch das Protoplasma [1]) vermittelt wird.

Im Gegensatz zu den bisher betrachteten Wirkungen kommt es aber auch vor, das äusserer Druck Wachsthum an solchen Stellen hervorruft, die ohne das überhaupt nicht wachsen würden. So zeigte Pfeffer [2]), dass gewisse hyaline Oberflächenzellen auf beiden flachen Seiten der Brutknospen von Marchantia die Fähigkeit besitzen, zu schlauchförmigen Wurzelhaaren auszuwachsen, wenn sie längere Zeit mit ihren Aussenflächen einen festen feuchten Körper berühren, während Berührung mit Wasser keine derartige Wirkung übt. Für gewöhnlich entwickeln sich diese Zellen nur dann zu Wurzelhaaren, wenn sie mit ihrer Aussenfläche abwärts gerichtet sind, während die der Oberseite ohne Berührung

---

1) Wäre die Beziehung des Protoplasma zum Zellhautwachsthum besser bekannt, so dürfte man hier Gewicht auf die Thatsache legen, dass ein auch unbedeutender Druck auf die Haut die Bewegung desselben stört, sistirt und selbst seine Ablösung von der Haut zu Wege bringt (Hofmeister: Pflanzenzelle, p. 31).

2) Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg 1871. Heft I, p. 22.

mit einem festen Körper nicht auswachsen; dies ist, wie Pfeffer a. a. O. gezeigt hat, ein Effect der Schwerkraft, der aber überwunden wird durch die Wirkung der dauernden leisen Berührung, da durch diese auch auf der Oberseite der Brutknospen die betreffenden Zellen in Wurzelhaare auswachsen. Die Haustorien von Cuscuta und Cassyta und die Saugscheiben auf den Ranken von Ampelopsis entstehen, wie schon Mohl hervorhob, nur bei dauernder Berührung der betreffenden Gewebeoberflächen mit einem festen Körper, was von Pfeffer durch neue Experimente (l. c. p. 96) bestätigt wurde. In diesen Fällen wird durch die Berührung oder leichten Druck auf die betreffende Stelle des Organs ein mit Zellentheilungen und Gewebedifferenzirung verbundenes Wachsthum hervorgerufen, welches ohne die Berührung durchaus nicht stattfinden würde, und die so gebildeten Haustorien und Haftscheiben sind geradezu unentbehrlich für das Leben der betreffenden Pflanzen; denn durch die Haustorien, welche in das Gewebe der Nährpflanze eindringen, ernährt sich ausschliesslich die Cuscuta und durch die Bildung der Haftscheiben an den Ranken wird es dem wilden Wein möglich, an Wänden emporzuklettern; finden die Ranken keine festen Körper, an welchen sie mit ihren Haftscheiben anwachsen können, so vertrocknen sie und fallen ab, während die mit Haftscheiben versehenen später in die Dicke wachsen und verholzen.

4) Die das Wachsthum hindernde Wirkung eines von aussen her auf die Zellen geübten Druckes macht sich in sehr auffallender Weise in der Bildung der Jahrringe des Holzes geltend. Schon in den ersten Auflagen dieses Buches[1] machte ich darauf aufmerksam, dass der grössere radiale Durchmesser der Holzzellen im Frühjahrstheil, der geringere radiale Durchmesser in den Herbstlagen des Jahrringes möglicherweise auf dem veränderlichen Druck beruhen könne, den das Cambium und Holz von der umgebenden Rinde erfährt, da dieser Druck im Frühjahr, wie oben gezeigt, geringer ist und sich im Sommer immer mehr steigert. Diese Vermuthung hat eine vollständige Bestätigung durch die neueren Untersuchungen von Hugo de Vries[2] gefunden. An 2—3jährigen Aesten erhöhte er im Frühjahr den Rindendruck durch feste Umwickelung einzelner Stellen mit Bindfaden. »Die Untersuchung ergab in allen Fällen, erstens, dass die absolute Dicke des Jahresringes unter der Ligatur geringer war als die mittlere Dicke des nämlichen Jahresringes in einiger Entfernung ober- und unterhalb der Versuchsstelle. An mehreren Zweigen war der Unterschied so beträchtlich, dass die Versuchsstelle schon dem blossen Auge bedeutend dünner erschien, welcher Eindruck noch dadurch verstärkt wurde, dass sich an beiden Enden der Ligatur Holzwülste gebildet hatten. Zweitens war die absolute Dicke der Herbstholzschicht (bis Mitte August, wo das Dickenwachsthum der beobachteten Arten aufhort) in der Versuchsstelle immer grösser, meist beträchtlich grösser als die normale Dicke. Das Herbstholz dieser Stelle war bei den untersuchten Arten (Acer Pseudoplatanus, Salix cinerea, Populus alba, Pavia sp.) aus in radialer Richtung abgeplatteten Libriformfasern gebildet, zwischen denen sich eine geringere Anzahl von Gefässen zeigte als im normalen Holz; es war also dem normalen Herbstholz gleich zusammengesetzt. Das normale Herbstholz von Ailanthus glandulosa besteht fast nur aus in radialer Richtung abgeplatteten Holzparenchymzellen, das Herbstholz unter einer im Mai gemachten Ligatur war aber aus einer dickeren Schicht abgeplatteter Libriformfasern gebildet, zwischen denen nur wenige Gefässe sichtbar waren. — Diese Resultate zeigen, dass unter erhöhtem Druck die Bildung des Herbstholzes schon zu einer Zeit anfängt, wo unter normalem Druck noch weitzelliges Holzgewebe entsteht.

1) Erste Aufl. p. 409, zweite Aufl. p. 541; vergl. vorliegende Aufl. p. 625.
2) H. de Vries: Flora 1872. No. 16.

Eine Verminderung des Druckes bekommt man dadurch, dass man das Bastgewebe durch radiale Einschnitte in mehrere Theile (der Länge nach) spaltet. Die so entstehenden Baststreifen ziehen sich in tangentialer Richtung etwas zusammen, da ihre Spannung aufgehoben wird. — In der Nähe der Einschnitte wird der Druck des Bastes ganz aufgehoben; in der Mitte zwischen zwei neben einander liegenden Einschnitten bleibt aber immer noch ein ziemlich bedeutender Druck. — Die den Wunden am nächsten entstehenden neuen Gewebepartien weichen in ihrer Zusammensetzung meist beträchtlich von dem gewöhnlichen Bau des untersuchten Holzes ab. In den (von den Einschnitten) entfernteren Theilen des Cambiums und später auch ausserhalb dieser abweichenden Gewebepartien entsteht dagegen eine Holzschicht, welche dem gewöhnlichen Holze ähnlich gebildet ist. Nur dieses letztere Gewebe ist das jetzt zu betrachtende, unter künstlich vermindertem Druck entstandene Holz.« — Die Einschnitte wurden an 2—3jährigen Zweigen, meist 3 Ctm. lang, zu je 4—6 am Umfang, Mitte Juni und Mitte Juli gemacht, also nachdem die Bildung des normalen Herbstholzes bei den betreffenden Arten schon angefangen hatte. »Der Einfluss der Verminderung des Druckes zeigte sich, nachdem die Zweige Mitte August abgeschnitten waren, zunächst darin, dass sie in den Versuchsstellen meist beträchtlich stärker in die Dicke gewachsen waren, als oberhalb und unterhalb derselben. Auf den Querschnitten war die Dicke des Jahrringes aber in der Nähe der Einschnitte am grössten und nahm von da bis zur Mitte zwischen zwei Einschnitten stetig ab. Die nach dem Anfange des Versuchs gebildete Holzschicht war an ersteren Stellen oft mehr als zweimal dicker als an letzteren Stellen«. Für das genauere Studium wurden nur solche Stücke benutzt, bei denen schon v o r dem Einschneiden eine Schicht deutlich abgeplatteter Libriformfasern von Herbstholz entstanden war. »In allen Fällen (Acer Pseudoplatanus, Salix cinerea, Populus alba, Pavia sp.) aber besteht das ausserhalb dieser Herbstholzschicht, also alles nach der Verminderung des Druckes gebildete Holz aus Libriformfasern, welche in radialer Richtung g a r n i c h t a b g e p l a t t e t sind, sondern einen gleichen oder etwas grösseren Durchmesser besitzen, als die Fasern in der Mitte der normalen Jahrringe, auch sind in diesem Holz die Gefässe gleich häufig, oder sogar häufiger als im normalen Holz. Zu der Zeit also, wo in den normalen Theilen der Aeste Herbstholz gebildet wird, entsteht unter künstlich vermindertem Druck ein Holzgewebe, das dem gewöhnlichen, im mittleren Theil des Jahresringes befindlichen Holze in seiner Zusammensetzung entspricht. Für die normale Ausbildung des Herbstholzes ist also ein wahrscheinlich beträchtlicher Druck der Rinde und des Bastes auf das Cambium und das junge Holz nöthig.«

Durch diese Erfahrungen finden nun auch die alten Versuche (1801) Knight's ihre Erklärung. Er befestigte junge Apfelbäume von ungefähr 1 Zoll Stammdurchmesser so, dass ihr unterer, 3 Fuss hoher Theil unbeweglich wurde, während der obere Stammtheil mit der Krone sich unter dem Druck des Windes beugen konnte. Während der Vegetationszeit nun nahmen die oberen, beweglichen Stammtheile beträchtlich, die unteren, unbeweglichen nur wenig an Dicke zu. Es ist dies leicht erklärlich, wenn man beachtet, dass durch die Hin- und Herbiegungen der oberen Stammtheile unter dem Wind die Rinde jedesmal auf der convexen Seite gedehnt und so gelockert werden musste, dass also der Druck der Rinde an diesen Stellen immer etwas geringer war als an den unteren und unbeweglichen Partien der Bäumchen. Diese Deutung wird noch ganz besonders dadurch bestätigt, dass bei einem der Bäumchen, welches sich unter dem Winde ausschliesslich nach Nord und Süd bewegen konnte, der Durchmesser des Holzes in dieser Richtung so zunahm, dass er sich zu dem ostwestlichen wie 13 : 11 verhielt. Es liegt auf der Hand, dass die hier angegebene Erklärung viel näher liegt als die von Knight selbst, der die Saftbewegung im Holz durch die vom Wind veranlassten Schwankungen des Stammes begünstigt sein lässt.

Die grosse Begünstigung des Dickenwachsthums der Bäume durch Verminderung des Rindendruckes auf das Cambium wird übrigens längst in der Gartencultur ausgenutzt [1], indem man jüngeren Culturbäumen im Sommer die Stammrinde von oben bis unten aufschlitzt, worauf an den Rändern des Einschnitts Holzwülste hervorwachsen, welche die

Wunde bald schliessen. Der Nutzen dieses Verfahrens wird darin bestehen, dass durch die raschere Dickenzunahme des Holzkörpers die Wasserleitung zu den Blättern eine ausgiebigere wird, wodurch der Transpirationsverlust besser ersetzt und bei gesteigertem Turgor der jungen Zweige das Austreiben der Knospen, also die Bildung von Assimilationsorganen erleichtert wird.

2) Wenn die Wurzeln einer an ihren Blättern transpirirenden Landpflanze im Boden nur wenig Wasser vorfinden, so wird die Turgescenz im Gewebe der wachsenden Organe geringer sein, als wenn die Wurzeln von einem feuchteren Boden umgeben sind. Die nächste Folge wird sein, dass die Zellen und also auch die von ihnen zusammengesetzten Organe (Blätter, Internodien) bei reichlicherer Wasserzufuhr kräftiger wachsen; dabei wird aber dann auch die assimilirende Blattfläche vergrössert und als secundäre Folge wird eine ausgiebigere Assimilation auftreten, die dann, mit der erhöhten Wasserzufuhr vereint, ein kräftigeres Wachsthum der ganzen Pflanze, eine beträchtlichere Grösse, ein namhafteres Trockengewicht, als bei einer beständig an Wassermangel leidenden Pflanze herbeiführt. Diese weitgehenden Wirkungen der durch reichlichere Wasserzufuhr bedingten Turgescenz treten sehr deutlich hervor in einer von Sorauer ausgeführten Versuchsreihe mit Gerstenpflanzen (Bot. Zeitg. 1873, No. 10), die so erzogen wurden, dass unter sonst ganz gleichen Umständen nur der Wassergehalt des Bodens verschieden war; bei dem einen betrug derselbe 10%, bei anderen 20%, 40%, endlich 60% von derjenigen Wassermenge, welche der Boden bei völliger Sättigung hätte aufnehmen können. Es zeigte sich, dass die Blätter um so länger und breiter wurden, je feuchter der Boden, d. h. je grösser die Turgescenz des Pflanzengewebes war; mit der Blattbreite wuchs aber auch die Zahl der Gefässbündel in den Blättern; nicht nur die Gefässe, sondern auch die Zahl der Zellen in den Blättern war bei reichlicherer Wasserzufuhr gesteigert, das stärkere Wachsthum der Zellen hatte also auch reichlichere Theilungen veranlasst. Die Trockensubstanz nahm in dem Grade zu, als die Feuchtigkeit des Bodens; wurde diese jedoch über 60% der wasserhaltenden Kraft gehalten, so wurde das Trockengewicht wieder verringert; es zeigt sich also auch hier, wie bei dem Temperatur- und dem Lichteinfluss ein Optimum, bis zu welchem die Steigerung der Wasserzufuhr begünstigend, über welches hinaus sie aber schädlich wirkt.

§ 17. **Verlauf des Längenwachsthums unter constanten äusseren Bedingungen.**[1] Es ist dem Leser schon aus dem morphologischen Theil dieses Buches bekannt, dass die Organe einer Pflanze nicht an allen Stellen gleichzeitig und gleichartig wachsen; dass Wurzeln und Stengel immer, Blätter wenigstens anfangs an der Spitze (dem Scheitel) langsam an Volumen zunehmen, wobei aber die wachsenden Zellen durch regelmässig eintretende Zelltheilungen sich vermehren, und deshalb auch im Ganzen gewisse geringe Grössenverhältnisse nicht überschreiten. Hinter diesem aus Urmeristem bestehenden Vegetationspunct beginnt dann nicht nur die Differenzirung des gleichartigen Gewebes in verschiedenartige Schichten, sondern auch eine raschere Volumenzunahme der Zellen, die jetzt seltener als vorher von Zelltheilungen begleitet ist; in noch weiter rückwärts liegenden Partien des Organs hören die Zelltheilungen (wenn auch in verschiedenen Gewebeschichten zu verschiedener Zeit) ganz auf, während das Wachsthum der Zellen noch lebhaft fortschreitet, bis endlich, wenn diese ihre definitive Grösse und Form erreicht haben, das Wachsthum erlischt. Die Zellen

1) Ohlert: Längenwachsthum der Wurzel. Linnaea 1837. Bd. XI, p. 615. — Münter: botan. Zeitg. 1843, p. 125 und Linnaea 1841. Bd. XV, p. 209. — Griesebach in Wiegmann's Archiv 1843, p. 267. — Sachs in Jahrb. f. wiss. Bot. 1860. Bd. II, p. 339. — Müller: botan. Zeitg. 1869. No. 24. — Sachs: Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg 1872. Heft II, p. 102. — Sachs: Arbeiten des botan. Instit. in Wurzburg. Heft III. 1873 und Flora 1873, No. 21. — Askenasy: Flora 1873, No. 15.

sind dann mehrere hundertmal, selbst mehrere tausendmal grösser als zur Zeit ihrer Entstehung unter dem Vegetationspunct. Bei bereits hinreichend lang gewordenen Wurzeln, Stengeln und Blättern hat man also drei Regionen zu unterscheiden: 1) den Vegetationspunct, wo vorwiegend neue Zellen bei langsamer Volumenzunahme gebildet werden; 2) die vorwiegend an Volumen zunehmende Stelle, wo keine Zelltheilung oder nur in untergeordneter Weise stattfindet, d. h. den in Streckung begriffenen Theil; endlich 3) die älteren nicht mehr, wenigstens nicht mehr in die Länge wachsenden, d. h. ausgewachsenen Theile des Organes. Hört das Wachsthum am Vegetationspunct, wie bei den Blättern gewöhnlich, ganz auf, so wachsen sämmtliche Zellen fort, bis das Ganze ausgewachsen ist. Erzeugt der Stengel, wie gewöhnlich an seinem fortwachsenden Ende, zahlreiche Blätter dicht übereinander, so ist die ganze vorwiegend mit Zelltheilungen beschäftigte Region desselben von jungen Blättern umhüllt, die ebenfalls noch aus sich theilenden Zellen bestehen; sobald diese jedoch in das zweite Entwickelungsstadium treten und sich zu strecken beginnen, schlagen sie sich auswärts, und wenn der Stamm überhaupt ein kräftiges Längenwachsthum erfährt und deutliche Internodien bildet (was ja nicht immer vorkommt), so beginnt die Streckung an denjenigen Stellen desselben, welche die in Streckung übergehenden Blätter tragen; ältere ausgewachsene Blätter sitzen auch gewöhnlich an ausgewachsenen Internodien. Sind diese letzteren von einander scharf abgegliedert, was besonders bei verticillirter Blattstellung und bei scheidiger Ausbildung der Blattbasis geschieht, so bildet jedes eben aus dem Knospenzustand hervortretende Internodium ein mehr oder minder individualisirtes Ganzes für sich, an welchem man verschiedene Wachsthumszustände von unten nach oben fortschreitend unterscheidet, und zwar kann dies in zweifacher Weise stattfinden, indem sich entweder die oberste oder die unterste Partie jedes Internodiums längere Zeit in einem Jugendzustand erhält, während die untersten, resp. die oberen bereits völlig ausgewachsen sind. Am oberen Ende des Internodiums sind solche längere Zeit in einem Jugendzustand verharrende Querzonen häufig (z. B. bei Phaseolus); seltener kommen sie an der Basis der Internodien vor, zumal wenn diese von einer dicht anliegenden Blattscheide oder einer Zwiebel umhüllt ist: so z. B. bei den Equiseten (bes. E. hiemale), den Umbelliferen, den aus Zwiebeln hervorwachsenden Blüthenschäften der Liliaceen, den Halmen der Gräser u. a. Sind die Internodien nicht scharf abgegliedert, was besonders bei kleinblättrigen Stengeln und Blüthenstengeln von Dicotylen der Fall ist, dann gehen die verschiedenen Wachsthumszustände, wie sie oben angedeutet wurden, am Stengel ohne Unterbrechung in einander über; letzteres ist immer der Fall bei den Wurzeln. Wachsen Blätter, aus dem Knospenzustand hervorgetreten, längere Zeit fort, so können sie sich ähnlich verhalten wie Stengel oder wie Seitenzweige von Hauptsprossen, indem die Basalportion des Stiels bereits ausgewachsen ist, während die höheren Theile in acropetaler Ordnung jüngere, minder ausgebildete Zustände repräsentiren, bis die Zellbildung an der Spitze endlich erlischt und alle Theile völlig auswachsen; so ist es in besonders ausgezeichneter Weise bei den Farnen, weniger auffallend bei den gefiederten Blättern der Papilionaceen, oder den zertheilten der Araliaceen; sehr häufig aber dauert die Thätigkeit des Vegetionspunctes der Blätter nur kurze Zeit, das Gewebe derselben wächst aus, während an der Basis des Blattes die Zelltheilungen noch fortdauern und von hier

bis zur Spitze alle Uebergänge der Wachsthumszustände zu finden sind; so z. B. bei den langen, aus Zwiebeln hervortretenden Blättern der Liliaceen und verwandten Monocotylen.

Ist in der angedeuteten Weise an der Basis eines Internodiums oder eines Blattes eine wachsende Zone vorhanden, oberhalb welcher mehr ausgebildetes Gewebe liegt, so verhält sich das bereits weiter ausgebildete Organ ähnlich, als ob diese Zone ein Vegetationspunct wäre, von welchem aus nach dem Scheitel hin die Wachsthumszustände so geordnet sind, wie sonst in umgekehrter Ordnung; man kann daher solche zwischen fertigen Gewebepartien eingeschaltete Regionen als intercalare oder eingeschaltete Vegetationszonen bezeichnen. Das Wachsthum des betreffenden Internodiums oder Blattes wird dann als basipetal bezeichnet, im Gegensatz zu dem basifugalen, wo der Vegetationspunct am freien Ende des Stengels oder am oberen Ende des Internodiums oder Blattes liegt.

Je nach der Gunst der äusseren Wachsthumsbedingungen, der Temperatur, Wasserzufuhr, der Beleuchtung verlaufen nun diese Veränderungen mehr oder minder rasch, mehr oder minder gleichförmig; jede junge, im Vegetationspunct entstandene Zelle nimmt um so rascher an Volumen und Ausbildung ihrer einzelnen Theile zu, je günstiger diese Bedingungen sind. Beobachtet man aber die aus dem Knospenzustand eben hervorgetretenen Organe bei möglichst constanten äusseren Bedingungen, so zeigt sich, dass die von der fortschreitenden Ausbildung der Zellen abhängige Verlängerung (und wohl auch Verdickung) des Organs keineswegs gleichmässig fortschreitet; das wachsende, d. h. in Streckung begriffene Stück einer Wurzel, eines Internodiums oder Blattes verlängert sich in aufeinanderfolgenden gleichen Zeiten nicht um gleiche Zuwachse, dasselbe gilt von ganzen aus vielen Internodien bestehenden Stengeln und sogar von jeder noch so kleinen Querzone eines längswachsenden Organes. Es zeigt sich nämlich, dass das Wachsthum jedes Theils erst langsam beginnt, immer rascher wird, endlich ein Maximum der Geschwindigkeit erreicht, worauf die Verlängerung wieder langsamer wird und endlich erlischt, wenn das betreffende Organ fertig ausgebildet ist.

Bedeutet daher $Z_1$, $Z_2$ . . . . $Z_n$ aufeinanderfolgende gleiche Zeiten, und $V_1$, $V_2$, . . . . . $V_n$ die während derselben eingetretenen Verlängerungen, so lässt sich allgemein sagen:

$$\begin{array}{llllllll} \text{für} & Z_1 & Z_2 & Z_3 & Z_4 & Z_5 & Z_6 & Z_7 \\ \text{ist} & V_1 < & V_2 < & V_3 < & V_4 > & V_5 > & V_6 > & \text{Null.} \end{array}$$

Diese Regel gilt für einzelne Querzonen von Wurzeln, Internodien und Blättern, wie für ganze Wurzeln, Internodien und Blätter, und für ganze Stengel vom Beginn ihres Entstehens bis zu dem Zeitpunct völliger Ausbildung. Ich habe diesen Verlauf des Wachsthums als die grosse Periode [1]) bezeichnet oder auch als die grosse Curve desselben, da es sofort einleuchtet, dass man, wenn man die Werthe $V_1$, $V_2$ . . . . . $V_n$ als Ordinaten auf einer Zeitabscisse verzeichnet, man eine Curve erhält, die von der Abscisse aus erst steigt, einen Gipfel erreicht und dann wieder bis zur Abscisse fällt.

1) Grosse Periode im Gegensatz zu den in kürzeren Zeiten auftretenden periodischen Schwankungen des Wachsthums, die, wenn sie graphisch verzeichnet werden, als kleinere Aus- und Einbuchtungen auf der grossen Curve erscheinen.

Folgende Beispiele mögen das Gesagte veranschaulichen:

Köppen[1] fand bei nahezu gleicher Mitteltemperatur die in je 24 Stunden erreichten Verlängerungen

der Wurzeln[2] von Lupinus albus

| in den ersten drei Tagen | Verlängerung. | Mitteltemperatur. |
|---|---|---|
| pro Tag | 10 mm. | bei 17,2 °C. |
| am vierten Tag | 18 - | - 16,6 - |
| - fünften - | **44** - | - 17,1 - |
| - sechsten - | 32,6 - | - 16,9 - |
| - siebenten - | 27,9 - | - 17,1 - |
| - achten - | 28,0 - | - 16,4 - |

Bei dem aus der Zwiebel herauswachsenden Internodium des Blüthenstengels von Fritillaria imperialis fand ich folgende binnen 24 Stunden erreichte Verlängerungen[3]:

| Tag. | Bei der normalen Pflanze im Licht. | Bei einer étiolirten Pflanze im Finstern. | Tägliche Mitteltemperatur nach °C. |
|---|---|---|---|
| 20. März | 2,0 mm. | | 10,6 |
| 21. - | 5,3 - | | 10,5 |
| 22. - | 6,1 - | | 11,4 |
| 23. - | 6,8 - | | 12,2 |
| 24. - | 9,3 - | 7,5 mm. | 13,4 |
| 25. - | **13,4** - | 12,5 - | 13,9 |
| 26. - | 12,2 - | 12,5 - | 14,6 |
| 27. - | 8,5 - | 11,5 - | 15,0 |
| 28. - | 10,6 - | 14,2 - | 14,3 |
| 29. - | 10,3 - | 12,6 - | 12,4 |
| 30. - | 6,3 - | 15,9 - | 12,0 |
| 31. - | 4,7 - | 16,6 - | 11,2 |
| 1. April | 5,8 - | **18,2** - | 10,7 |
| 2. - | 4,4 - | 15,5 - | 10,2 |
| 3. - | 3,8 - | 14,0 - | 9,4 |
| 4. - | 2,0 - | 13,8 - | 10,6 |
| 5. - | 1,2 - | 11,9 - | 10,7 |
| 6. - | 0,7 - | 8,8 - | 11,0 |
| 7. - | 0,0 - | 4,4 - | 11,0 |
| 8. - | | 2,1 - | 11,2 |
| 9. - | | 0,6 - | 11,5 |
| 10. - | | 0,0 - | 12,5 |

1) Köppen l. c. p. 48, ich habe die täglichen Zuwachse aus den Längen seiner Tabelle berechnet.

2) D. h. Wurzeln sammt hypocotylem Stamm.

3) Einige Unregelmässigkeiten im Gang des Wachsthums erklären sich aus der temporären Beschleunigung des Wachsthums bei dem Begiessen der Erde, vergl. Arbeiten des botan. Inst. in Würzb. II, p. 129 u. s. die Curve auf Taf. I.

Ein Internodium vom Humulus Lupulus ergab:

| Tag. | Verlängerung in 24 Stunden. | Tägliche Mitteltemperatur nach °C. |
|---|---|---|
| 22. April . . . | 19,0 mm. . . . | 14,9 |
| 23. - . . . | 25,0 - . . . | 14,5 |
| 24. - . . . | **26,0** - . . . | 14,3 |
| 25. - . . . | 17,2 - . . . | 13,9 |
| 26. - . . . | 4,8 - . . . | 14,1 |

Harting fand, dass ein Hopfenstengel (aus zahlreichen Internodien bestehend), der am 15. Mai 492 mm. lang war, bis Ende August die Länge von 7,263 Meter erreichte und zwar vertheilt sich dieser Zuwachs folgendermassen auf die Monate:

0,492 Meter auf den April.
2,230 - - - Mai.
**2,722** - - - Juni.
1,767 - - - Juli.
0,052 - - - August.

Diese und zahlreiche andere Beobachtungen zeigen, dass die grosse Wachsthumsperiode selbst dann noch hervortritt, wenn der Gang der Temperaturänderungen ihr entgegen wirkt, d. h. wenn die Temperatur steigt, während das Wachsthum aus inneren Ursachen sinkt und umgekehrt. Durch starke Temperaturänderungen kann freilich der Verlauf des Wachsthums so modificirt werden, dass man aus den Messungen unmittelbar den Verlauf der grossen Periode nicht mehr erkennt.

Um die grosse Periode eines Querschnittes aus dem wachsenden Theil einer Wurzel, eines Internodiums oder Blattstiels kennen zu lernen, genügt es, an der Stelle, wo die Streckung beginnt, durch zwei feine Tuschstriche eine Querscheibe des Organs zu bezeichnen und die tägliche (oder auch halbtägliche) Verlängerung dieses Stückes zu messen, bis sein Wachsthum aufhört.

So fand ich an einer ursprünglich 1 mm. langen Querscheibe oberhalb des Vegetationspunctes der in feuchter Luft wachsenden Keimwurzeln von Vicia Faba bei einer täglich wiederkehrenden Temperaturschwankung von 18—21,5° C., folgende Veränderungen in je 24 Stunden:

am 1. Tag . . . 1,8 mm. Zuwachs.
- 2. - . . . 3,7 - -
- 3. - . . . 17,5 - -
- 4. - . . . 16,5 - -
- 5. - . . . 17,0 - -
- 6. - . . . 14,5 - -
- 7. - . . . 7,0 - -
- 8. - . . . 0,0 - -

Ebenso fand ich, dass eine unterhalb der beiden ersten Laubblätter markirte, anfangs 3,5 mm. lange Querzone des ersten Internodiums von Phaseolus multiflorus bei täglich zwischen 10,2—11,0° R. schwankender Temperatur in je 24 Stunden folgende Zuwachse zeigte:

| | | |
|---|---|---|
| am 1. Tag | . . . | 1,2 mm. |
| - 2. - | . . . | 1,5 - |
| - 3. - | . . . | 2,5 - |
| - 4. - | . . . | 5,5 - |
| - 5. - | . . . | 7,0 - |
| - 6. - | . . . | 9,0 - |
| - 7. - | . . . | **14,0** - |
| - 8. - | . . . | 10,0 - |
| - 9. - | . . . | 7,0 - |
| - 10. - | . . . | 2,0 - |

Da nun jedes in die Länge wachsende Organ aus den Querzonen verschiedenen Alters besteht, die nach und nach aus dem Urmeristem des Vegetationspunctes (oder einer intercalaren Vegetationszone) hervortreten, so müssen die einzelnen über einander liegenden Querzonen eines Internodiums oder einer Wurzel, die man durch Querstriche markirt hat, in gleichen Zeiten verschiedene Wachsthumszustände zeigen; während die dem Vegetationspunct nächste Zone erst zu wachsen beginnt, ist die folgende schon in einer späteren Phase ihrer grossen Periode, eine entferntere wird um diese Zeit gerade das Maximum der Wachsthumsgeschwindigkeit erreicht haben, während noch entferntere schon langsam zu wachsen beginnen und endlich eine noch weiter rückwärts liegende so eben zu wachsen aufhört, oder mit andern Worten, eine Anzahl von Querzonen hinter dem zellenbildenden Vegetationspunct befindet sich in der aufsteigenden Phase, die weiter rückwärts liegenden in der absteigenden Phase ihrer grossen Perioden, oder endlich, jede Querzone befindet sich in einer um so späteren Phase ihrer Wachsthumsperiode, je weiter sie vom Vegetationspunct entfernt ist. Bezeichnet man also die über einander liegenden gleichen Querscheiben eines längs wachsenden Organs mit I, II, III . . . . die bei jeder einzelnen zur selben Zeit beobachteten Zuwachse mit $V_1$, $V_2$, $V_3$ . . . . so ist für

$$\begin{matrix} I & II & III & IV & V & VI & VII & VIII \\ V_1 < & V_2 < & V_3 < & V_4 < & V_5 > & V_6 > & V_7 > & \text{Null.} \end{matrix}$$

Es befindet sich also an dem Organ eine Stelle, welche ein Maximum der Wachsthumsgeschwindigkeit zeigt. So fand ich z. B. an dem ersten Internodium von Phaseolus multiflorus, welches in 12 Stücke von je 3,5 mm. Länge abgetheilt war, in den ersten 40 Stunden:

| No. der Querzone | | Zuwachs. |
|---|---|---|
| oben I | . . . . . . . . . . | 2,0 mm. |
| II | . . . . . . . . . . | 2,5 - |
| III | . . . . . . . . . . | 4,5 - |
| IV | . . . . . . . . . . | **6,5** - |
| V | . . . . . . . . . . | 5,5 - |
| VI | . . . . . . . . . . | 3,0 - |
| VII | . . . . . . . . . . | 1,8 - |
| VIII | . . . . . . . . . . | 1,0 - |
| IX | . . . . . . . . . . | 1,0 - |
| X | . . . . . . . . . . | 0,5 - |
| XI | . . . . . . . . . . | 0,5 - |
| unten XII | . . . . . . . . . . | 0,5 - |

Das Maximum der Wachsthumsgeschwindigkeit lag hier also in der IV. Querzone, welche ursprünglich um 3×3,5=10,5 mm. von dem oberen Ende des Internodiums entfernt lag. Da bei den Stengeln gewöhnlich mehrere über einander stehende Internodien zugleich wachsen, und je nach Umständen, in dem 2., 3., 4., 5. Internodium unter der Knospe soeben das Maximum der Wachsthumsgeschwindigkeit sich befindet, so ist der Ort des schnellsten Wachsthums weit von der Stengelspitze entfernt, besonders dann, wenn die Internodien grosse Länge erreichen und mehrere zugleich wachsen. Bei den Wurzeln dagegen findet man das Maximum der Wachsthumsgeschwindigkeit viel näher am Vegetationspunct, meist nur wenige Millimeter davon entfernt, dem entsprechend ist das überhaupt wachsende Stück hinter der Spitze einer Wurzel nur mehrere Millimeter lang, während es bei langgliedrigen Stengeln viele Centimeter lang zu sein pflegt. Denkt man sich daher eine Wurzel und einen langgliedrigen Stengel von dem resp. Vegetationspunct ausgehend in gleiche Querzonen, z. B. von 1 mm. Länge getheilt, so ist zwar das Wachsthumsgesetz, wie es unser obiger allgemeiner Ausdruck andeutet, in beiden dasselbe, aber insofern unterschieden, als bei dem Stengel die Zahl der gleichzeitig wachsenden Querzonen eine viel grössere ist als bei der Wurzel, was daher rührt, dass bei der letzteren jede Querzone ihre Wachsthumsperiode rascher vollendet [1]), ihre Wachsthumscurve in kürzerem und steilerem Bogen darstellt.

So fand ich z. B. bei einer Keimwurzel von Vicia Faba, welche in feuchter Luft wuchs, und vom Vegetationspunct aus in Querscheiben von je 1 mm. Länge getheilt war, in den ersten 24 Stunden folgende Zuwachse bei 20,5 °C.:

| No. der Querscheibe | |
|---|---|
| oben X | 0,1 mm. |
| IX | 0,2 - |
| VIII | 0,3 - |
| VII | 0,5 - |
| VI | 1,3 - |
| V | 1,6 - |
| IV | 3,5 - |
| III | 8,2 - |
| II | 5,8 - |
| Spitze I | 1,5 - |

Hier lag also die dritte Querscheibe, wo das Maximum des Zuwachses stattfand, anfangs nur um 2×1=2 mm. von der Spitze entfernt [2]).

Es leuchtet ein, dass, wenn man ein Organ vom Vegetationspunct aus in gleiche Querzonen von geringer Länge eintheilt, jede derselben im Allgemeinen um so mehr Zellen enthalten wird, je näher sie dem Vegetationspunkt liegt, da ja die Zellen in dem Moment der Eintheilung bereits um so länger sind, je weiter sie von der Spitze abliegen. Von dem Punct jedoch, wo das Wachsthum eben

1) Woraus aber keineswegs folgt, dass die Wurzel rascher wächst, d. h. in gleichen Zeiten grossere Längen erreicht, als der Stengel.

2) Ueber die Methode, aus derartigen Messungen die wahre Länge der wachsenden Region und die Lage der am raschesten wachsenden Querzone zu bestimmen, vergl. meine Darstellung in Arbeiten des botan. Instit. Würzburg 1873, Heft III, p. 415 ff.

aufhört, wird bei einem gleichmässig gebauten Organ, die Zellenzahl der auf einanderfolgenden Querzonen die gleiche sein. Bezeichnet daher I II III . . . wieder die Querscheiben, $n_1, n_2, n_3, \ldots n_n$ die Zahl der Zellen in denselben, so ist

$$\begin{matrix} \mathrm{I} & \mathrm{II} & \mathrm{III} & \mathrm{IV} & \mathrm{V} & \mathrm{VI} & \mathrm{VII} & \mathrm{VIII} \\ n_1 > & n_2 > & n_3 > & n_4 > & n_5 > & n_6 > & n_7 = & n_8. \end{matrix}$$

Allein die verschiedene Zellenzahl der beobachteten Querscheiben ist keineswegs die Ursache der verschiedenen Wachsthumsgeschwindigkeit, welche in ihnen herrscht, wie man sofort bemerkt, wenn man beachtet, dass von der Spitze aus die Zellenzahl innerhalb der wachsenden Region stetig abnimmt, während die Wachsthumsgeschwindigkeit erst zu-, dann aber abnimmt, was sich nach den oben gebrauchten Zeichen so ausdrücken lässt:

$$\begin{matrix} \mathrm{I} & \mathrm{II} & \mathrm{III} & \mathrm{IV} & \mathrm{V} & \mathrm{VI} & \mathrm{VII} & \mathrm{VIII} \\ n_1 > & n_2 > & n_3 > & n_4 > & n_5 > & n_6 > & n_7 = & n_8 \\ V_1 < & V_2 < & V_3 < & V_4 < & V_5 > & V_6 > & V_7 > & \text{Null}. \end{matrix}$$

Wäre es möglich, einen Vaucherienschlauch oder ein Wurzelhaar von Marchantia u. dgl. einzellige Organe in ähnlicher Weise durch Marken in kleine Querzonen abzutheilen, so ist kaum zweifelhaft (wie man aus anderen von dem Wachsthum abhängigen Umständen schliessen darf), dass man dann an der einzelnen mit Spitzenwachsthum begabten Zelle dasselbe Gesetz für die Vertheilung der Wachsthumsgeschwindigkeit finden würde. Da man an Wurzeln und Stengeln dasselbe findet, mag man die Querzone 1 oder 2 mm., oder bei Stengeln selbst 1—2 ctm. lang wählen, so ist zu erwarten, dass unsere Formel auch dann noch gelten würde, wenn wir die Querzonen nur 0,1 oder 0,01 mm. oder selbst 0,001 mm. lang machen und messen könnten. Man würde mit anderen Worten finden, dass das Gesetz der grossen Periode für jedes einzelne kleinste Flächenstück der Haut einer jungen Zelle Geltung hat.

Bezeichnet man als W a c h s t h u m s e n e r g i e einer Querzone die Fähigkeit derselben, überhaupt eine bestimmte Länge zu erreichen, so wird eine Querzone, welche bis zum Aufhören ihres Wachsens die Länge von 10 mm. erreicht, eine geringere Energie besitzen als eine solche, welche erst mit der Länge von 100 mm. zu wachsen aufhört. So zeigen uns z. B. die auf einander folgenden Internodien der meisten Stengel, von denen jedes einmal 1 mm. lang war, dass sie im fertigen Zustand doch sehr verschiedene Längen besitzen: die zuerst entstandenen Internodien sind kurz, die folgenden länger, dann folgt ein längstes, auf welches gegen die Spitze hin wieder kürzere und kürzere folgen. Bezeichnen wir mit $e_1, e_2, e_3 \ldots$ die Energien des Wachsthums der Internodien I, II, III . . ., so erhalten wir auch hier wieder

$$\begin{matrix} \mathrm{I} & \mathrm{II} & \mathrm{III} & \mathrm{IV} & \mathrm{V} & \mathrm{VI} & \mathrm{VII} & \mathrm{VIII} \\ e_1 < & e_2 < & e_3 < & e_4 > & e_5 > & e_6 > & e_7 > & e_8 \end{matrix}$$

Neben dieser Erstarkung und Abnahme der Energien der Theile eines vielgliederigen Stengels geht meist ein ähnliches Grössenverhältniss seiner Blätter einher, indem die unteren kleine, dann grössere Blätter bilden; es giebt ein grösstes Blatt (oder einen Wirtel grösster Blätter) an einem Stengel, auf welche dann wieder abnehmend kleinere zu folgen pflegen [1]. Auch die Nebenwurzeln,

1) Dieses Verhalten ist noch zu wenig untersucht; bei manchen Stengeln, zumal krie-

welche aus derselben Hauptwurzel einer Keimpflanze entspringen, zeigen ein ähnliches Verhalten, indem die ersten Nebenwurzeln geringere Länge erreichen als die folgenden, auf welche dann in absteigender Reihe immer kürzer bleibende Nebenwurzeln folgen; ein ähnliches Verhalten zeigen aber auch die Seitenzweige einjähriger Stengel, sowie der Bäume, überhaupt die entschieden monopodial entwickelten Verzweigungssysteme.

Mir ist wahrscheinlich, dass man bei Untersuchung der Querscheiben einer Wurzel, eines Stengels oder Blattes ebenfalls finden würde, dass die Energie des Wachsthums der auf einander folgenden Querscheiben erst zunimmt, ein Maximum erreicht und dann abnimmt. Auch könnten die Zellen in der Querscheibe, in welcher das Maximum der Wachsthumsenergie herrscht, am grössten, ihre Zahl also am kleinsten sein. Dieser Vermuthung entsprechen die Messungen Sanio's [1]) an den Holzzellen von Pinus silvestris, indem er findet, die endliche constante Grösse der Holzzellen ändert sich im Stamme in der Weise ab, dass sie stetig von unten nach oben zunimmt, in bestimmter Höhe ihr Maximum erreicht und dann nach dem Wipfel zu wieder abnimmt; ähnlich verhalten sich die Aeste.

Dürfte man nun jeder einzelnen Querzone eines Organs eine besondere Wachsthumsenergie zuschreiben, so wird es begreiflich, wie bei der Thatsache, dass jede Querzone ihre eigene Zuwachsperiode besitzt, auch das ganze Organ selbst eine grosse Periode erkennen lässt, indem die in den auf einander folgenden Querzonen erreichten Maxima der Wachsthumsgeschwindigkeit erst steigen, dann fallen, und indem auch die Wachsthumsdauer der Querzone wahrscheinlich erst zu-, dann abnimmt, so dass sich bei den Messungen des ganzen Organs anfangs nur wenige und geringe Partialzuwachse, später mehr und grössere summiren, bis endlich die Gesammtzuwachse wieder abnehmen, weil die Zahl der gleichzeitig wachsenden Querscheiben und ihre Wachsthumsenergie wieder kleiner wird. Die weitere Forschung wird zeigen, ob diese allerdings nahe liegende Vermuthung sich bestätigt.

Vergleicht man die auf einander folgenden Verlängerungen eines Internodiums, Stengels oder Blattes in kurzen Zeiträumen, z. B. in halben oder in ganzen Stunden, so findet man ganz gewöhnlich, dass die Zuwachse nicht stetig fortschreitend grösser und dann kleiner werden, sondern dass sie sprungweise fortschreiten, indem auf grosse Zuwachse kleine, auf diese wieder grosse folgen; wenn man aus ihnen unmittelbar die grosse Curve construirt, so steigt dieselbe nicht in Form eines einfachen Bogens auf und ab, sondern zeigt zahlreiche kleine Zacken, die sich jedoch ausgleichen, wenn man die aus z. B. stündlichen Beobachtungen gewonnenen Zuwachse zu dreistündigen oder mehrstündigen summirt. Ich bezeichne diese Wachsthumserscheinung als die s t o s s w e i s e n Aenderungen [2]) des Wachsthums. Sie scheinen dadurch veranlasst zu werden, dass die Pflanze von beständigen kleinen Veränderungen der Temperatur, des Luftwechsels, der Boden-

chenden, bleibt, wenn eine bestimmte Blattgrösse erreicht ist, diese bei einer langen Blattreihe constant, bevor die Abnahme eintritt.

1) Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. VII, p. 402; ich verstehe unter »constanter« Grösse der Holzzellen die, welche sie in den späteren Jahrringen besitzen, nachdem sie in den inneren nach und nach zugenommen haben, bis in den folgenden Jahrringen ihre Grösse constant bleibt.

2) Ausführlicheres darüber bei Reinke: Verhandl. des botan. Vereins für die Provinz Brandenburg. Jahrg. VII und Sachs: Arbeiten des bot. Instit. Heft II, p. 103.

feuchtigkeit und der Beleuchtung afficirt wird, Umständen, welche die Turgescenz der wachsenden Zellen, ihre Dehnbarkeit und Elasticität verändern. Ich schliesse dies aus der Beobachtung, dass die stossweisen Aenderungen des Wachsthums um so geringer werden, je mehr die Pflanze vor jedem Wechsel äusserer Umstände geschützt wird. Doch könnten auch ruckweise partielle Ausgleichungen der Gewebespannungen mitwirken.

§ 18. Periodicität des Längenwachsthums, veranlasst durch den Wechsel von Tag und Nacht. Für die Pflanze bedeuten Tag und Nacht verschiedene Combinationen ihrer Lebens-, speciell ihrer Wachsthumsbedingungen. Tag und Nacht sind nicht nur durch das Vorhandensein und den Mangel des Sonnenlichtes, sondern in Folge dessen auch durch höhere und niedere Temperatur verschieden, was seinerseits wieder Verschiedenheiten der Luftfeuchtigkeit bedingt. Abgesehen von besonderen meteorologischen Ereignissen, sinkt täglich mit dem niedriger werdenden Stand der Sonne bis zum Sonnenaufgang des nächsten Tages die Temperatur, die der Luft rasch, die des Bodens langsamer; bei Sonnenuntergang ist das Sinken ein plötzlicheres, wie nach Sonnenaufgang auch umgekehrt das Steigen. Im Allgemeinen nähert sich die Atmosphäre bei sinkender Temperatur dem Sättigungszustand ihres Wassergehalts, d. h. die psychrometrische Differenz wird kleiner, wie umgekehrt dieselbe bei steigender Temperatur grösser wird. Diese im Grossen und Ganzen täglich wiederkehrenden Veränderungen wirken jedoch in verschiedenem, ja in entgegengesetztem Sinne auf das Wachsthum der Pflanze: die zunehmende Lichtintensität nach Sonnenaufgang wirkt an sich verlangsamend auf das Längenwachsthum, die zunehmende Tageswärme aber beschleunigend, so lange die übrigen Bedingungen des Wachsthums gleich bleiben; allein die durch die zunehmende Lufttemperatur bewirkte Steigerung der psychrometrischen Differenz bewirkt auch eine Steigerung der Transpiration, wodurch leicht eine Verminderung des Turgors der Gewebe herbeigeführt wird, die ihrerseits das Wachsthum verlangsamt.

Es kommt darauf an, welche von diesen schwankenden Ursachen auf das Wachsthum stärker einwirkt; darnach wird es sich richten, ob die Wachsthumsgeschwindigkeit der Pflanze am Tage grösser oder kleiner ist als in der Nacht. Bei einem trüben, aber warmen und feuchten Tage wird das schwache Licht nur wenig retardirend, die Temperatur aber und die grössere Feuchtigkeit stark beschleunigend auf das Wachsthum wirken; das Wachsthum kann unter diesen Umständen grösser sein, als in der darauf folgenden Nacht (gleiche Zeiträume verglichen), wo zwar tiefe Finsterniss das Wachsthum beschleunigt, aber geringere Temperatur es weniger begünstigt. Das Verhältniss könnte sich aber auch umkehren, d. h. die Pflanze am Tage langsamer wachsen als Nachts, wenn bei geringer Veränderung der Temperatur und Luftfeuchtigkeit zwischen den dunklen Nächten sehr helle Tage liegen, wo das intensive Licht das Tageswachsthum stärker retardirt, als dies die wenig sinkende Nachttemperatur betreffs des nächtlichen Wachsthums thut.

Ueberhaupt lassen sich hier die mannigfaltigsten Combinationen denken, und da nichts so wetterwendisch ist als das Wetter, so wird die Pflanze je nach Umständen bald am Tage bald in der Nacht binnen gleichen Zeiträumen stärker wachsen, eine streng durchgeführte Periodicität sich also nicht geltend machen. Dem entsprechend zeigen denn auch die zahlreichen in dieser Richtung unter-

nommenen Beobachtungen[1] kein allgemeines Gesetz; jedoch geht aus ihnen so viel hervor, dass, besonders wenn man längere Zeiträume, z. B. ganze Tage vergleicht, gewöhnlich alle anderen Wachsthumsbedingungen von den Wirkungen der Temperaturschwankungen überwogen werden, so dass die Wachsthumsgeschwindigkeit im Allgemeinen mit steigender Temperatur steigt, mit sinkender fällt. So fand Rauwenhoff aus sehr zahlreichen Messungen, welche Monate lang bei dem verschiedensten Wetter gemacht wurden, dass durchschnittlich das Längenwachsthum in zwölf Tagesstunden grösser war als in 12 Nachtstunden. Es betrug in Procenten des gesammten Wachsthums ausgedrückt

| | das Wachsthum | |
|---|---|---|
| bei | des Tages | der Nacht |
| Bryonia | 59,0 Proc. | 41,0 Proc. |
| Wisteria | 57,8 – | 41,2 – |
| Vitis | 55,1 – | 44,9 – |
| Cucurbita | 56,7 – | 43,3 – |
| Cucurbita | 57,2 – | 42,8 – |
| Dasylirion | 55,3 – | 44,7 – |

Bei einer derartigen statistischen Behandlung findet sich also, dass die begünstigende Wirkung der höheren Tageswärme den retardirenden Einfluss des Tageslichts überwiegt. Dem entsprechend zeigen Rauwenhoff's Messungen auch, dass das Wachsthum durchschnittlich am Vormittag geringer ist als am Nachmittag (je 6 Stunden), da bei durchschnittlich ungefähr gleicher Beleuchtung die Temperatur des Nachmittags höher ist als die des Vormittags. Setzt man das Wachsthum der Nachmittage = 100, so ist das der Vormittage

bei Bryonia = 86
Wisteria = 71
Vitis = 67
Cucurbita = 79
Cucurbita = 81

Berechnet man jedoch aus Rauwenhoff's Messungen die nächtlichen und täglichen, die vor- und nachmittägigen Werthe für kürzere Zeiträume, wo die Verschiedenheiten des Wetters sich nicht mehr statistisch ausgleichen, so findet man, dass zuweilen das nächtliche Wachsthum das des Tages überwiegt, und dass das Verhältniss zu Gunsten des Nachmittags veränderlich ist.

Es leuchtet nach dem Gesagten ein, dass es bei Beobachtungen unter freiem Himmel, wo die Schwankungen der Temperatur, des Lichts, der Feuchtigkeit sehr gross sind und bald so bald anders sich combiniren, unmöglich ist festzustellen, in welcher Weise jede einzelne Wachsthumsbedingung sich an der Pflanze geltend macht, und ob überhaupt der periodische Wechsel von Tag und Nacht einen solchen des Wachsthums nach sich zieht, oder ob vielleicht gar in der Pflanze selbst, unabhängig von den äusseren Veränderungen, Ursachen einer täglichen Periodicität des Wachsthums vorhanden sind. Um darüber ins Reine zu kommen, ist das erste Erforderniss, dass man sich bei den Beobachtungen von den Zufälligkeiten des Wetters unabhängig macht, was nur dadurch möglich wird, dass man in wohl

1) Die ich ausführlich im zweiten Heft der Arbeiten des botan. Instit. Würzburg 1872, p. 170 dargestellt habe.

verschlossenen Zimmern beobachtet, wo man die Temperatur durch Heizung willkürlich constant erhält oder schwanken lässt, das Licht steigern und mindern kann, die Feuchtigkeit der Luft und der Erde im Blumentopf nach Gutdünken regulirt. So wird es möglich bei constanter Feuchtigkeit, d. h. bei constantem Turgor der Pflanze und bei constanter Temperatur, die Wirkungen steigender und fallender Lichtintensität kennen zu lernen, indem man die Zuwachse in kurzen Zeiträumen misst und vergleicht.

Lange fortgesetzte Beobachtungen dieser Art an Internodien haben mir nun Folgendes gezeigt[1].

1) Je mehr es gelingt, die Temperatur in einem constant finsteren Raum constant zu erhalten, desto gleichförmiger verläuft bei constanter Feuchtigkeit das Längenwachsthum in den verschiedenen Tageszeiten; es scheint nicht, dass eine von äusseren Einflüssen unabhängige tägliche Periode des Wachsthums besteht. Dagegen können sich die oben genannten stossweisen Aenderungen des Wachsthums geltend machen.

2) Lässt man auf eine in constanter Finsterniss und Feuchtigkeit vegetirende Pflanze stärkere Temperaturschwankungen einwirken, nämlich so, dass die Temperatur der Luft neben der Pflanze stündlich um einige Centigrade wechselt, so steigt und fällt die Wachsthumsgeschwindigkeit der Internodien mit der steigenden und fallenden Temperatur; verzeichnet man die stündlichen Zuwachse als Ordinaten über der Zeitabscisse, so folgt die Zuwachscurve allen Hebungen und Senkungen der Temperaturcurve, ohne dass jedoch eine wirkliche Proportionalität der Zuwachse und Temperaturen herrscht; die Curven verlaufen nicht aequidistant (parallel), sondern nur gleichsinnig.

3) Sorgt man dafür, dass in dem Beobachtungsraum die Temperatur nur langsame und geringe Schwankungen erfährt, während (bei hinreichend gleicher Feuchtigkeit) die Beleuchtung in gewohnter Weise wechselt, also vom Morgen bis Mittag zu-, vom Mittag bis Abend abnimmt und Nachts Dunkelheit herrscht, so zeigt sich, dass die Zuwachse von Abend bis Sonnenaufgang immer grösser werden, nach Sonnenaufgang plötzlich sich verkleinern und dann bis gegen Abend abnehmen; der Wechsel von Tageslicht und Nachtdunkelheit bewirkt also unter diesen Umständen ein periodisches Auf- und Abschwanken der Wachsthumscurve, der Art, dass am Morgen bei Sonnenaufgang ein Maximum, vor Sonnenuntergang ein Minimum eintritt. Gewöhnlich zeigt sich noch eine zweite Hebung der Zuwachscurve am Nachmittag, die aber, wie ich dargethan habe, eine Wirkung der höheren Nachmittagstemperatur ist, durch welche der Lichteinfluss überwogen wird.

Die retardirende Lichtwirkung ist also stark genug, die beschleunigende Wirkung der geringen Temperaturhebung am Vormittag zu überwiegen, aber nicht mehr hinreichend, die stärkere Wirkung der nachmittägigen Temperatursteigerung zu beseitigen.

Von besonderem Interesse ist die Thatsache, dass die Zuwachscurve einer während des Tags dem Licht ausgesetzten Pflanze nach Sonnenuntergang, oder

---

1) Sachs: Arb. des bot. Inst. Würzburg 1872. Heft II, p. 168 ff. Die beobachteten Pflanzen waren vorwiegend: Fritillaria imperialis, Humulus Lupulus, Dahlia variabilis, Polemonium reptans, Richardia aethiopica.

auch bei künstlicher Verfinsterung am Abend, nicht sofort steil emporsteigt, d. h. dass mit plötzlich eintretender Finsterniss nicht sofort das vom Licht unabhängige stärkste Wachsthum erreicht wird, dass vielmehr, wie die bis zum Morgen langsam steigende Curve zeigt, die am Tage geschwächte Wachsthumsgeschwindigkeit nur nach und nach im Laufe von mehreren Stunden grösser und grösser wird, bis am Morgen das neu eintretende Licht wieder eine Retardation der Wachsthumsgeschwindigkeit bewirkt, die nun auch ihrerseits von Stunde zu Stunde zunimmt, bis am Abend bei constanter Temperatur das Minimum erreicht wird. Mit anderen Worten heisst das, die beiden inneren Zustände der Pflanze, welche der Finsterniss einerseits, dem Tageslicht andererseits entsprechen, gehen nur nach und nach in einander über. Das Licht bedarf längerer Zeit, um den Nachtzustand des Wachsthums, die Dunkelheit bedarf ebenfalls längerer Zeit, um den Tageszustand zu beseitigen. Wäre dies nicht der Fall, so müsste die Wachsthumscurve am Abend, bei plötzlicher künstlicher Verfinsterung des Zimmers, sofort steil emporsteigen, dann in gleicher Hebung bis zum Morgen fortlaufen, um sofort bei Erhellung des Zimmers tief zu fallen und bis zum Abend in gleicher Höhe über der Abscisse fortzugehen, was eben nicht der Fall ist.

Um die Veränderungen des Wachsthums aus inneren Ursachen oder seine Abhängigkeit von äusseren Bedingungen genauer kennen zu lernen, ist es nöthig, die Zuwachse in kurzen Zeiträumen, z. B. in Stunden oder in je 2—3 Stunden zu messen. Bei sehr schnell wachsenden Internodien und Blättern grosser Pflanzen, wie den Blüthenstämmen von Agaven und den Blättern der Musaceen u. dgl. ist dies schon mit einiger Genauigkeit möglich, wenn man nur den Maassstab einfach anlegt. Für genauere Beobachtungen jedoch ist es zweckmässiger, kleinere und langsam wachsende Pflanzen zu benutzen, deren Verlängerungen in 1 Stunde nur 1 Mm. oder viel weniger betragen. In solchen Fällen würde die Messung mit dem angelegten Maassstab sehr ungenau ausfallen; man thut daher besser, andere Methoden zu wählen. Ich habe deren drei verschiedene benutzt. Diese Methoden haben das gemein, dass am oberen Ende des zu beobachtenden Stengels oder eines Internodiums einer im Topf angewurzelten Pflanze ein dünner, fester Seidenfaden befestigt wird, der senkrecht aufsteigend über eine leicht bewegliche Rolle läuft und einen Zeiger in Bewegung setzt, der am freien Ende des Fadens oder an der Rolle angebracht ist.

1) Als Zeiger am Faden bezeichne ich die einfachste derartige Einrichtung, wo das freie von der Rolle herabhängende Fadenende, welches durch ein angemessenes Gewicht von einigen Grammen gespannt ist, eine feinspitzige Nadel in horizontaler Stellung trägt, welche an der Millimetertheilung eines senkrecht aufgestellten Maassstabes hinabgleitet, indem das an der Pflanze befestigte Ende des Fadens durch das Wachsthum höher steigt.

2) Zeiger am Bogen Fig. 480. Der an der Pflanze *a* befestigte Faden *c f* läuft über die Rolle *d* und ist an einem Stift befestigt, der bei *g* in einer zweiten Rolle steckt. In der Richtung eines Radius dieser Rolle ist ein aus einem festen graden Strohhalm bestehender Zeiger *z* an ihr befestigt, dessen Spitze an der Gradtheilung des Bogens *m n* hinläuft. Das Drehungsmoment des Zeigers wird durch das kleine Gewicht *i* aequilibrirt, das die Rolle in entgegengesetzte Richtung zu drehen sucht und zwar mit einem Ueberschuss von Kraft, durch den der Faden *c f* gespannt wird. Verlängert sich nun das Internodium unterhalb des Häkchens *b*, so sinkt das Gewicht *i*, und es wickelt sich ein gleiches Stück des Fadens *c f* an der Rolle *g* auf, wobei der Zeiger am Bogen emporsteigt. Ist nun die Zeigerspitze z. B. 10mal so lang als der Radius der Rolle, so wird dieselbe einen 10mal so grossen Weg am Bogen durchlaufen, als der Zuwachs des Internodiums beträgt. Da es indessen meist nicht darauf ankommt, die absoluten Grössen der Zuwachse, sondern nur ihre Verhältnisszahlen in verschiedenen Zeiten zu kennen, so genügt es, die Bewegungen der Zeigerspitze einfach

in Bogengraden abzulesen und diese zu vergleichen[1]. Dieses Instrument gestattet, auch sehr kleine Zuwachse durch den Zeiger vergrössert zu messen; es theilt aber mit dem vori-

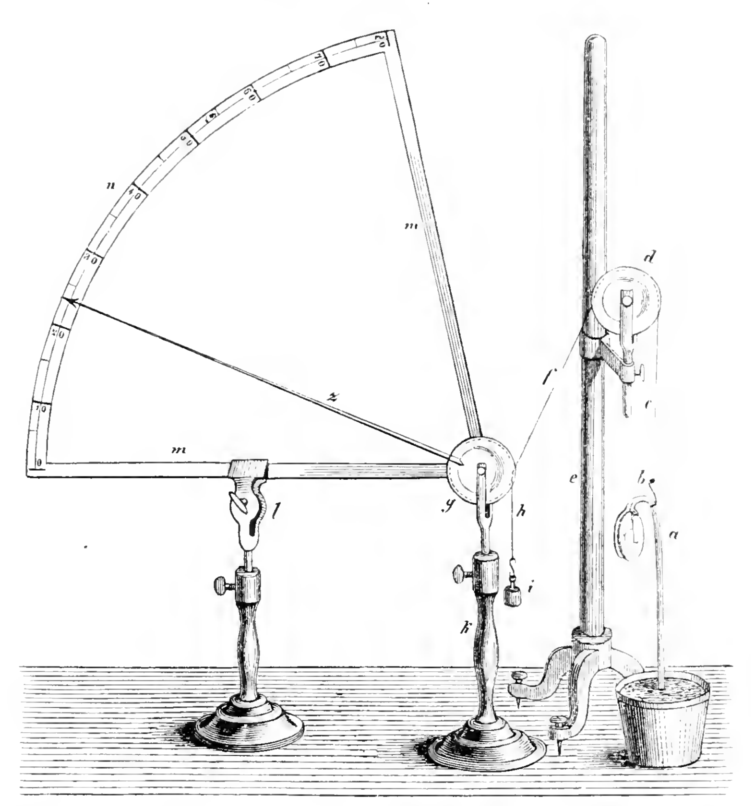



Fig. 480. Zeiger am Bogen, Apparat zur Messung der Längenzuwachse der Internodien in kurzen Zeiten.

gen den Uebelstand, dass der Beobachter zu ganz bestimmten Zeiten nachsehen muss, wodurch zumal die Beobachtung der nächtlichen Zuwachse sehr erschwert wird; dieser Nachtheil wird beseitigt durch

3) das schreibende Auxanometer, Fig. 481; es besteht aus einer vereinfachten Form des vorigen Instruments; der an der Pflanze *f* befestigte Faden setzt nämlich unmittelbar die den Zeiger *z* tragende Rolle in Bewegung, indem er bei *r* an einem Stift befestigt ist. Die schon durch das Drehungsmoment des Zeigers bewirkte Spannung des Fadens wird noch verstärkt durch das Gewicht *g*. Bei dieser Einrichtung senkt sich die Zeigerspitze abwärts, wenn der Stengel unterhalb seines Befestigungspunctes wächst. Mittels des Uhrwerks *D* wird nun der auf der senkrechten Axe *a* befestigte Cylinder von Zinkblech *C* in langsame Rotation versetzt, die man am besten durch richtige Verlängerung des Pendels *l* so einrichtet, dass eine volle Umdrehung in genau einer Stunde vollendet wird. Der Cylinder ist an der Axe *a* jedoch excentrisch befestigt, so dass die eine Seite desselben bei der Drehung einen grösseren Kreis beschreibt als die entgegengesetzte. Auf jener Seite ist ein glattes Papier aufgeklebt (*pppp*), welches nach der Befestigung über einer Terpentinflamme berusst wurde. Ist nun der Zeiger richtig gestellt, so berührt die Spitze desselben das Papier und schreibt darauf eine weisse Linie, indem er vermöge der Drehung des Cylinders an ihm hin-

1) Genaueres vergl. in der zweiten Aufl. dieses Buches p. 632.

gleitet $s, s'$); bei weiter fortschreitender Drehung kommt jedoch der Zeiger mit dem sich excentrisch drehenden Cylinder ausser Berührung und schwebt frei, bis er bei der weiteren Rotation wieder auf das Papier trifft und eine tiefer liegende weisse Linie schreibt. Offen-

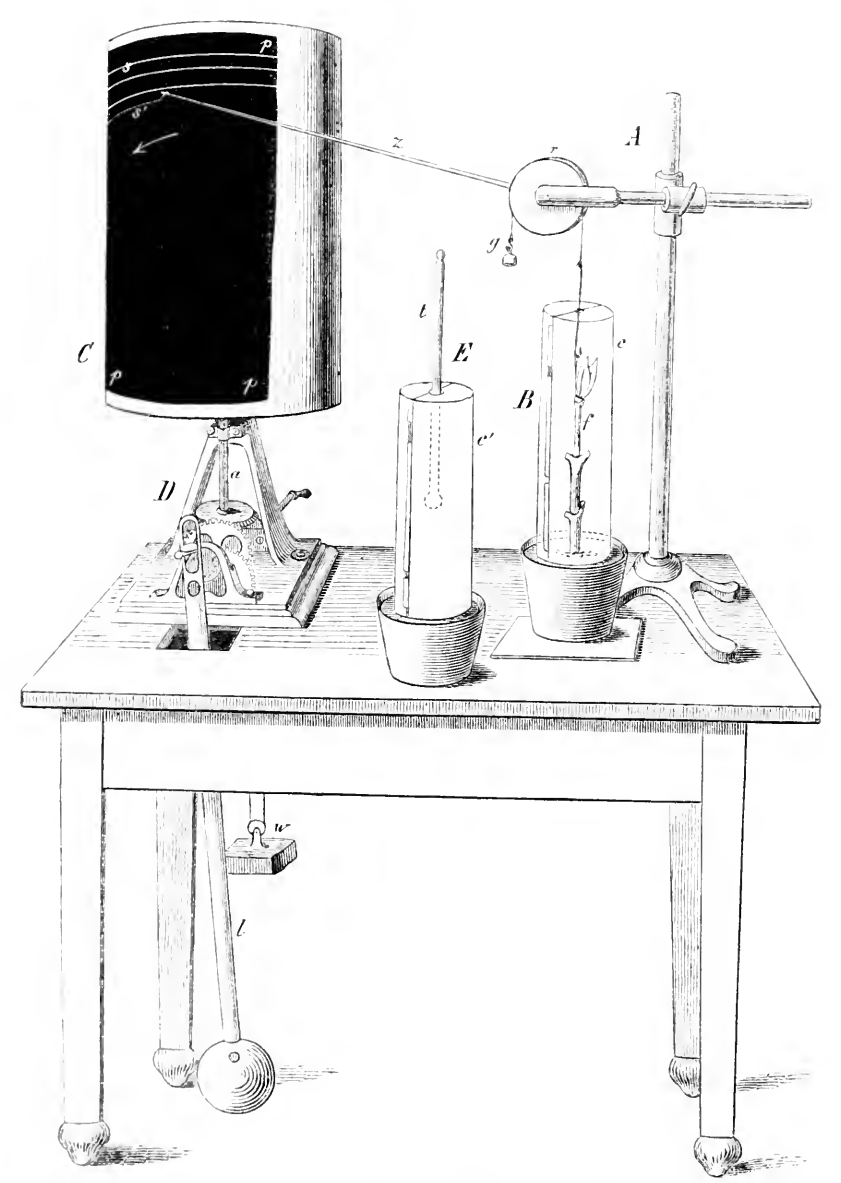



Fig. 481. Das schreibende Auxanometer, Instrument zur Messung der Längenzuwachse der Internodien.

bar werden die Entfernungen dieser vom Zeiger geschriebenen Linien in einer bestimmten Beziehung zu den Längenzuwachsen der Pflanzen stehen, worüber das zweite Heft der Arb. des Würzburger bot. Instit. nachzusehen ist. Hat sich der Zeiger vermöge des Wachsthums der Pflanze endlich, z. B. nach 24 Stunden bis zum unteren Rande des Papiers $p\ p$ gesenkt,

so stellt man das Uhrwerk, nimmt das Papier ab und ersetzt es durch ein neues, indem man zugleich durch Verschiebung der Rolle aufwärts den Zeiger wieder hebt, um den Versuch weiter fortzusetzen. Das abgenommene berusste Papier wird zur Fixirung der Linien durch Collodiumfirniss gezogen und getrocknet; worauf man die Entfernungen der weissen Linien misst und so die Werthe gewinnt, welche den stündlichen Zuwachsen des Internodiums proportional sind. Es leuchtet ein, dass der Apparat die Zuwachse nicht nur vergrössert, sondern auch in Abwesenheit des Beobachters aufschreibt, was zumal für die Feststellung der nächtlichen Zuwachse sehr bequem ist. Indessen erfordert doch die Notirung der Temperaturen und psychrometrischen Beobachtungen, die hier nöthig sind, wenigstens vom Morgen bis zum Abend die Aufmerksamkeit des Experimentators. — Unsere Figur zeigt ausserdem in *B* einen Blechrecipienten, den man zur Verdunkelung der Pflanze, auch nachdem sie angekoppelt ist, benutzen kann, da er aus zwei beweglichen, mit Charnier verbundenen Längshälften besteht. Bei *E* ist das Thermometer *A* in einem ähnlichen Recipienten neben der Pflanze aufgestellt.

§ 19. **Wirkung der Temperatur auf das Längenwachsthum**[1]. Im vorigen Kapitel § 7 wurde bereits gezeigt, dass das Pflanzenleben überhaupt und das Wachsthum im Besonderen nur innerhalb gewisser Temperaturgrenzen (im Allgemeinen zwischen 0 und 50 °C.) stattfindet; dass jede Function bei jeder Pflanzenart, wie es scheint, ihren besonderen unteren und oberen Grenzwerth anerkennt, so dass z. B. die niederste Temperatur, bei welcher eine Weizenpflanze noch wächst, eine andere ist, als die niederste, bei welcher eine Kürbispflanze dasselbe thut u. s. w. Es wurde ferner schon darauf hingewiesen, dass wie andere Functionen auch das Wachsthum desto energischer wird, je höher die (constante) wirksame Temperatur über dem Nullpunct liegt, dass es jedoch eine bestimmte höhere Temperatur giebt, bei welcher ein Maximum des Wachsthums erreicht wird, über welches hinaus jede Temperaturzunahme eine weitergehende Verminderung der Wachsthumsgeschwindigkeit bedingt. Eine Proportionalität im mathematischen Sinne des Worts zwischen der Wachsthumsgeschwindigkeit und der Höhe der Temperatur besteht also nicht, und je genauer man die Beziehung beider untersucht hat, desto schwieriger wurde es, dieselben durch irgend eine mathematische Formel auszudrücken. Andererseits ist aber nicht zu zweifeln, dass es für eine künftige Theorie der Mechanik des Wachsthums von ganz besonderem Interesse sein muss, die wahre Abhängigkeit derselben von der Temperatur, wenigstens in einigen bestimmten Fällen genau zu kennen.

Die Schwierigkeiten derartiger Untersuchung sind jedoch weit grösser, als man gewöhnlich glaubt, und die bisher gewonnenen Resultate, so werthvoll sie sind, ergeben doch nicht viel mehr, als was oben bereits ausgesprochen wurde, ohne uns eine tiefere Einsicht zu gestatten, in welcher Weise überhaupt die Bewegung der Moleküle, welche wir Wärme nennen, mit derjenigen Bewegung derselben, die das Wachsthum vermittelt, zusammenhängt.

Halten wir uns jedoch an die gegenwärtig vorliegenden Ergebnisse, so haben dieselben neben ihrer immerhin vorhandenen theoretischen Bedeutung auch einen grossen praktischen Werth, insofern besonders die Kenntniss der Cardinalpuncte der Temperatur, nämlich der Grenzwerthe und der Optimaltemperatur,

---

1) Fr. Burkhardt in Verhandl. der naturforsch. Gesellsch. Basel 1858. v. II, 1, p. 47. — Sachs: Jahrb f. wiss. Bot. 1860. Heft II, p. 383. — Alph. de Candolle in Bibliothèque universelle et revue Suisse 1866, November. — Hugo de Vries in Archives néerlandaises. 1870. T. V. — W. Köppen: »Wärme u. Pflanzen-Wachsthum«. Dissertation. Moskau 1870.

bei welcher das Maximum der Wirkung erfolgt, bei Untersuchungen anderer Art unentbehrlich ist, um die Erscheinungen richtig zu deuten. In diesem Sinne mögen hier noch, als Nachtrag zu § 7, einige der zuverlässigeren Angaben Raum finden.

Zur Feststellung der genannten Cardinalpuncte der Temperatur sind nur solche Beobachtungen werthvoll, welche bei nahezu constanter Temperatur gemacht werden, da Mittelzahlen aus sehr variablen Temperaturen zu grossen Irrthumern führen können, wie ich l. c. gezeigt habe. Es ist aber keineswegs leicht, die Temperatur des Beobachtungsraumes, auch bei künstlicher Heizung oder Abkühlung Tage lang hinreichend constant zu erhalten, und besonders schwierig wird die Sache bei der Bestimmung der unteren Grenzwerthe (Minimal-Temperaturen oder specifische Nullpuncte), da man hier oft lange Zeit (bei Keimung selbst mehrere Wochen lang) warten muss, ob nicht etwa Wachsthum (in diesem Falle also Keimung) eintritt. Mit Hilfe des im vorigen Paragraphen beschriebenen Apparates wäre es allerdings möglich, im Laufe einiger Stunden den Nachweis zu führen, ob ein Internodium noch bei einer sehr niederen oder sehr hohen Temperatur wächst, und bei welcher Temperatur es am raschesten wächst, wenn es nicht mit grossen Schwierigkeiten verbunden wäre, die Temperatur der Pflanze am Apparat genügend zu reguliren. Doch ist zu erwarten, dass das Auxanometer auch hier gute Dienste leisten wird. — Die bisherigen Beobachtungen zur Feststellung der Cardinalpuncte der Wachsthumstemperaturen, soweit sie überhaupt Anspruch auf physiologische Bedeutung machen, sind an keimenden Samen gemacht, da man bei diesen die Temperatur und Feuchtigkeit der Erde, in welcher sie keimen, leichter reguliren kann, als bei in Luft befindlichen Internodien. Besondere Vortheile bieten die Wurzeln der Keimpflanzen dar, insofern sie nicht aus dem Boden hervortreten und durch ihre regelmässigere, einfache Form die Messung erleichtern. Nur auf die Keimwurzeln beziehen sich die folgenden Zahlen, wobei jedoch, wo es sich um Dicotylen handelt, gewöhnlich noch das hypocotyle Glied mit zur Wurzel gerechnet ist. — Dass die verschiedenen Beobachter nicht immer genau dieselben Zahlen für die Cardinalpuncte angeben, ist durch die Verschiedenheit der Beobachtungsmethode, der Wasserzufuhr, Natur des Bodens, Ungenauigkeit der Thermometerangaben u. dgl. veranlasst.

Man kann nun die Frage zunächst so stellen, ob bei gewissen Temperaturen überhaupt noch Keimung, d. h. Wachsthum der Keimtheile auf Kosten der Reservestoffe des Samens, stattfindet, und bei welcher Temperatur dies am raschesten geschieht. So fand ich

| für | die untere Grenze bei | das Optimum bei | die obere Grenze bei |
|---|---|---|---|
| Triticum vulgare . . . . | 5 °C. . . . | 28,7 °C. . . . | 42,5 °C. |
| Hordeum vulgare . . . . | 5 - . . . | 28,7 - . . . | 37,7 - |
| Cucurbita Pepo . . . . . | 13,7 - . . . | 33,7 - . . . | 46,2 - |
| Phaseolus multiflorus . . | 9,5 - . . . | 33,7 - . . . | 46,2 - |
| Zea Mais . . . . . . . . . | 9,5 - . . . | 33,7 - . . . | 46,2 - |

Die Tabelle besagt, dass, wenn die gefundenen Temperaturen die richtigen sind, Samen von Triticum unterhalb 5°C., von Cucurbita unterhalb 13,7°C. u. s. w. nicht keimen würden, auch wenn sie noch so lange in feuchter Erde lägen; dass sie bei Temperaturen, welche höher sind als die der dritten Columne, ebenfalls nicht mehr keimen, sondern rasch verderben würden, dass dagegen bei den in der zweiten Columne genannten Temperaturen die Keimung in kürzerer Zeit erfolgt, als bei jeder niedrigeren oder höheren Temperatur. Indessen darf man, selbst bei der grossen Sorgfalt, mit der jene Zahlen gewonnen sind, annehmen, dass fortgesetzte Beobachtungen etwas abweichende, wenn auch nahe liegende Werthe liefern würden. Es leuchtet ein, dass zur Feststellung jedes Cardinalpunctes mehrere Versuche nöthig sind. Ziemlich gut stimmen, soweit es dieselben Pflanzen betrifft, die von Koppen gewonnenen Zahlen mit den meinigen überein; er fand:

| für | die untere Grenze bei | das Optimum bei |
|---|---|---|
| Triticum vulgare . . . . | 7,5 °C. . . . | 29,7 °C. |
| Zea Mais . . . . . . . . | 9,6 - . . . | 32,4 - |
| Lupinus albus . . . . . | 7,5 - . . . | 28,0 - |
| Pisum sativum . . . . . | 6,7 - . . . | 26,6 - |

H. de Vries fand:

| für | das Optimum bei | die obere Grenze |
|---|---|---|
| Phaseolus vulgaris . . . . . | 34,5 °C. . . . | über 42,5 °C. |
| Helianthus annuus . . . . . | 34,5 - . . . | unter 42,5 - |
| Brassica napus . . . . . . . | 34,5 - . . . | unter 42,5 - |
| Cannabis sativa . . . . . . . | 34,5 - . . . | über 42,5 - |
| Cucumis melo . . . . . . . | 37,5 - . . . . . . | — - |
| Sinapis alba . . . . . . . . | 27,4 - . . . | über 37,2 - |
| Lepidium sativum . . . . . | 27,4 - . . . | unter 37,2 - |
| Linum usitatiss. . . . . . . . | 27,4 - . . . | über 37,2 - |

Die Ergebnisse Al. de Candolle's sind, soweit sie die unteren Grenzwerthe betreffen, ziemlich vertrauenerweckend, was von den Optimaltemperaturen und oberen Grenzwerthen, wie man aus manchen Angaben des Beobachters schliessen darf, kaum gelten möchte.

Nach de Candolle [1]) liegen

| für | die untere Grenze bei | das Optimum bei | die obere Grenze |
|---|---|---|---|
| Sinapis alba . . . . . | 0 °C. . . . . | 21 °C. . . . . | 28 °C. |
| Lepidium sativum . . | 1,8 - . . . . | 21 - . . . . | 28 - |
| Linum usit. . . . . . | 1,8 - . . . . | 21 - . . . . | 28 - |
| Collomia coccinea . . | 5,0 - . . . . | 17 - . . | bei 28 - |
| Nigella sativa . . . . | 5,7 - . . | über 21 ⁰(?) . . | bei 28 - |
| Iberis amara . . . . | 5,7 - | | |
| Trifolium repens . . . | 5,7 - . . | 21—25 - . | unter 28 - |
| Zea Mais . . . . . . . | 9,0 - . . | 21—28 - . . | bei 35 - (!)* |
| Sesamum orientale . . | 13,0 - . . | 25—28 - . | unter 45 - |

Wenn bei de Candolle die unteren Grenzwerthe bis unter 5° C. herabgehen, so kann ihm hierfür die grössere Wahrscheinlichkeit zugesprochen werden; dagegen sind seine Optima und Maxima gewiss meist zu niedrig gefunden.

Eine genauere Einsicht gewähren die Zahlen, welche die in gleichen Zeiten bei verschiedenen Temperaturen erreichten Wurzellängen angeben, also die Wachsthumsgeschwindigkeiten der Keimwurzeln bei verschiedenen (constanten) Temperaturen; sie steigen von dem unteren Grenzwerth ausgehend bis zum Optimum und fallen von da aus wieder bis zur oberen Temperaturgrenze.

Ich fand z. B. für Zea Mais

| Zeit. | Temperatur. | erreichte Wurzellänge. |
|---|---|---|
| 2 × 48 Stunden . . . . | 17,1 °C. . . . | 2,5 mm. |
| 48 - . . . . | 26,2 - . . . | 24,5 - |
| 48 - . . . . | 33,2 - . . . | 39,0 - |
| 48 - . . . . | 34,0 - . . . | 55,0 - |
| 48 - . . . . | 38,2 - . . . | 25,2 - |
| 48 - . . . . | 42,5 - . . . | 5,9 - |

1) Ich entnehme die Zahlen der Curventafel seiner Abhandlung mit Benutzung des Textes.

* De Candolle bemerkt, die Mais-, Melonen- und Sesamkörner wurden braun, die ersteren »comme brûlées« bei 40°, wovon andere Beobachter nichts bemerken; dennoch keimten solche gebrannte Körner später bei niedrigerer Temperatur.

Koppen erhielt in je 48 Stunden

| bei | folgende Wurzellangen von Lupinus albus. | Pisum sativum. | Zea Mais. |
|---|---|---|---|
| 14,1 ° C. | 9,1 mm. | 5,0 mm. | — mm. |
| 18,0 - | 11,6 - | 8,3 - | 1,1 - |
| 23,5 - | 31,0 - | 30,0 - | 10,8 - |
| 26,6 - | **54,1** - | **53,9** - | 29,6 - |
| 28,5 - | 50,1 - | 40,4 - | 26,5 - |
| 30,2 - | 43,8 - | 38,5 - | 64,6 - |
| 33,5 - | 14,2 - | 23,0 - | **69,5** - |
| 36,5 - | 12,6 - | 8,7 - | 20,7 - |

De Vries erhielt ebenfalls jedesmal in 48 Stunden

| bei | folgende Wurzellängen von Cucumis melo. | Sinapis alba. | Lepidium sativum. | Linum usitat. |
|---|---|---|---|---|
| 15,1 ° C. | — mm. | 3,8 mm. | 5,9 mm. | 1,1 mm. |
| 21,6 - | — - | 24,9 - | 38,0 - | 20,5 - |
| 27,4 - | 18,2 - | **52,0** - | **71,9** - | **44,8** - |
| 30,6 - | 27,1 - | 44,1 - | 44,6 - | 39,9 - |
| 33,9 - | 38,6 - | 30,2 - | 26,9 - | 28,1 - |
| 37,2 - | **70,3** - | 10,0 - | 0 - | 9,2 - |

Die von Koppen aufgestellte und mit Zahlen belegte Behauptung, welche auch in die 3. Aufl. dieses Buches Eingang fand, dass nämlich gleiche Pflanzentheile bei gleichen Mitteltemperaturen doch verschieden rasch wachsen, wenn nämlich in dem einen Fall die Mitteltemperatur fast constant herrscht, während im anderen Fall ein Auf- und Abschwanken der Temperatur unter und über den Mittelwerth herrscht, und dass in diesem letzten Falle durch die Temperaturschwankung eine Verminderung der Wachsthumsgeschwindigkeit bewirkt wird, auch dann, wenn die Schwankungen unterhalb des Temperaturoptimums stattfinden, diese Behauptung Köppen's hat sich bei sorgfältig und nach verschiedenen Methoden angestellten Versuchen von Dr. Pedersen (im Würzburger Laboratorium) nicht bestatigt, wie die mir vorliegenden Zahlen des genannten Beobachters zeigen. Wir werden unten § 26 sehen, dass Temperaturschwankungen als Reitze wirken, welche die Wachsthumsgeschwindigkeit mancher Laub- und Blumenblätter auffallend beeinflussen; mit Rucksicht auf diese Erscheinungen wäre eine sehr ausgedehnte Untersuchung der angeregten Frage erwunscht.

§ 20. **Wirkung des Lichts auf das Längenwachsthum. Heliotropismus**[1]. Indem wir hier unsere Aufmerksamkeit ausschliesslich der Frage widmen, ob und wie das Licht auf das Flächenwachsthum der Zellhäute beschleunigend oder verzögernd, also quantitativ bestimmend einwirkt, lassen wir einstweilen diejenigen Fälle ganz ausser Acht, wo es auch qualitativ bestimmend auf die physiologische und morphologische Natur der neu entstehenden Organe Einfluss nimmt oder vermuthlich nehmen könnte.

In § 8 wurde bereits die Abhängigkeit des Wachsthums vom Licht im Allgemeinen besprochen und zumal darauf hingewiesen, dass diese Frage von der nach der Betheiligung des Lichts an der Assimilation streng zu sondern sei, wenn nicht

1 P. de Candolle: Physiol. végét. T. III, p. 1079 (Paris 1832). — Sachs: bot. Zeitg. 1863, Beilage und 1865, p. 117. — Sachs: Experim.-Physiol. 1859. § 15. — Hofmeister: Lehre von der Pflanzenzelle. 1867. § 36. — Kraus: Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. VII, p. 209 ff. — Batalin: bot. Zeitg. 1871. No. 40.

arge Missverständnisse entstehen sollen. Auch hier haben wir es ausschliesslich mit den Vorgängen des Wachsens selbst zu thun, indem wir in jedem Fall voraussetzen, dass die Zellen oder Organe, um die es sich handelt, mit assimilirten Baustoffen hinreichend, selbst in Ueberfluss versorgt sind.

Die in dem genannten § angeführten Thatsachen, dass die Blüthentheile in dauernder Finsterniss dasselbe Wachsthum wie im Licht erfahren, dass dagegen, wie besonders aus § 18 erhellt, die meisten Internodien bei allseitiger Beleuchtung langsamer wachsen, kürzer bleiben als im Finstern und bei einseitiger Beleuchtung sich nach der Lichtquelle hin concav krümmen, während umgekehrt andere Gebilde (manche Internodien, Wurzelhaare, Ranken) auf der beleuchteten Seite länger werden als auf der Schattenseite, sich daher auf der der Lichtquelle zugekehrten Seite convex krümmen, dass endlich die Blattspreiten der Farne und Dicotylen im Finstern bald zu wachsen aufhören und klein bleiben: diese Beobachtungen zeigen zunächst, dass sich verschiedene Zellen und Organe in ihrem Wachsthum sehr verschieden gegen das Licht verhalten. Da das Licht selbst dasselbe bleibt, die Nährstoffe vorhanden sind, so wird jede Erklärung dieser Verschiedenheit darauf hinauslaufen müssen, zu zeigen, wie die vorhandene, erbliche Organisation in jedem Falle gerade so und nicht anders in ihrer Entwickelung von den Schwingungen des Aethers verändert werden muss. Eine derartige Erklärung zu geben, ist aber gegenwärtig völlig unmöglich[1]), da die Erscheinungen selbst noch viel zu wenig bekannt sind; ja es ist für jetzt nicht einmal thunlich, die bekannten Thatsachen auf einen allgemeinen Ausdruck zu bringen, und zwar besonders deshalb, weil das Verhalten der Blätter und der negativ heliotropischen Organe zum Licht noch Zweifeln unterliegt. Wären diese letzteren, die bereits in § 8 angedeutet wurden, beseitigt, so könnte man drei Arten von Organen unterscheiden, nämlich 1) solche, deren Zellenwachsthum vom Licht überhaupt unabhängig ist (Blumenkronen, Staubgefässe, Früchte, Samen), 2) solche, deren Längenwachsthum durch das Licht beeinträchtigt wird (die positiv heliotropischen Organe, die durch Étiolement eine Ueberverlängerung erfahren), und 3) solche, deren Längenwachsthum durch das Licht begünstigt wird; in diese letzte Kategorie würden die negativ heliotropischen Organe gehören, wenn man darüber sicher wäre, ob negativ heliotropische Organe im Finstern langsamer wachsen als im Licht; dass dies jedoch nicht allgemein der Fall ist, zeigen die Beobachtungen von Schmitz an Rhizomorphen, welche zwar negativ heliotropisch sind, im Finstern aber (gleich positiv heliotropischen Organen) rascher wachsen als am Licht[2]).

Die Stellung der Frage: wie wirkt das Licht auf die Mechanik des Wachsthums der Zellhäute? kann daher bei dem gegenwärtigen Stand des Wissens nur in Bezug auf die positiv heliotropischen Organe einen bestimmten Sinn haben, insofern es bei diesen gewiss ist, dass das Wachsthum der Zellhäute in Richtung der Wachsthumsaxe des Organs vom Lichte verlangsamt und auf ein geringes Maass beschränkt wird. Aber auch für diesen Fall ist die gestellte Frage gegenwärtig unlösbar, da es an der Beantwortung verschiedener Vorfragen mangelt. So wäre

1) Wenn sich Herr Müller im zweiten Heft seiner botan. Untersuchungen Heidelberg 1872) das Ansehen giebt, als ob ihm das eine Kleinigkeit sei, so zeigt er damit nur, wie weit er von dem Wege ächter Forschung abseit gekommen ist.

2) Schmitz: Linnaea 1843, p. 513.

vor Allem zuerst zu unterscheiden, ob das Licht ausschliesslich nur dann auf die Zellhäute im genannten Sinne einwirkt, wenn die Richtung der Strahlen schief steht zur Längsaxe des Wachsthums; ein ähnliches Verhalten macht sich, wie wir sehen werden, bei der Wirkung der Schwere auf das Längenwachsthum geltend. Die verschiedenen Erscheinungen des positiven Heliotropismus lassen in der That der Annahme Raum, dass Lichtstrahlen, welche die Zellhaut in ihrer Längsrichtung durchsetzen, das Wachsthum nicht beeinträchtigen, während sie um so stärker wirken, je mehr sich ihr Einfallswinkel zur Längsaxe des Organs (ob dieses nun ein vielzelliges oder ein einfacher Schlauch sei) einem Rechten nähert, je mehr also die transversalen Schwingungen der Aetheratome selbst in die Flächenrichtungen der Haut fallen. Allein die Lösung dieser Vorfrage würde keineswegs die wahre Natur der Lichtwirkung auf das Wachsen der Zellhäute enthüllen; vorerst müsste man nämlich wissen, ob denn überhaupt das Licht unmittelbar auf die Haut wirkt, oder ob nicht etwa die ganze Wirkung zunächst durch das Protoplasma oder gar durch chemische Veränderungen des Zellsaftes vermittelt wird. Da man nämlich weiss, dass die Zellhaut nur so lange wächst, als sie auf der Innenseite von lebendem Protoplasma berührt wird, dass dieses selbst durch Licht zu Bewegungen veranlasst wird, in deren Folge es sich an bestimmten Seiten der Zellhaut anhäuft (§ 8), und da dies ebenso wie das Wachsthum der Zellhäute durch die stark brechbaren Strahlen bewirkt wird, so ist die ausgesprochene Vermuthung wenigstens nicht ohne Weiteres von der Hand zu weisen. Man kann sich ferner die Frage vorlegen, ob das Licht auf die Mechanik des Zellhautwachsthums nicht vielleicht durch chemische Effecte einwirkt, die es im Protoplasma hervorbringt, wobei man jedoch nicht an Assimilation zu denken hat, da es sich zum Theil um chlorophyllfreie Zellen, wie z. B. die positiv heliotropischen Peritheciumhälse der Sordaria Fimiseda, die Hutstiele von Claviceps, die Fruchtträger von Mucor und manche Keimwurzeln handelt, und da die étiolirten Blätter der Dicotylen Beziehungen zum Licht zeigen (s. unten), welche die Annahme einer chemischen Einwirkung auf assimilirte Stoffe, unabhängig von der Assimilation, nahe legen.

So lange man nur vielzellige Organe und nur den Unterschied grüner und etiolirter Pflanzen in Betracht zieht, könnte man der Annahme einer Veränderung des Turgors durch das Licht (hervorgebracht etwa durch chemische Veränderung des Zellsaftes und der entsprechenden Aenderung der Diosmose) einen grösseren Werth beilegen [1]; allein die Thatsache, dass auch einzellige Schläuche, wie die Vaucherien und die Internodialzellen der Nitellen positiv heliotropisch sind, schliesst die Annahme aus, da hier die beleuchtete Seite langsamer wächst als die Schattenseite, obgleich alle Theile der Zellhaut dem gleichen hydrostatischen Druck des Saftes unterliegen.

Die eben genannten Beispiele von positivem Heliotropismus an einzelligen, submersen Schläuchen, sowie auch die heliotropischen Krümmungen von vielzelligen Internodien unter Wasser zeigen ohne Weiteres, dass es sich nicht etwa um eine durch das Licht bewirkte stärkere Transpiration und ihre Folgen handelt.

---

1) Vergl. Dutrochet: mem. pour servir à l'histoire des vegétaux et anim. Paris 1837. II. p. 60 ff.

Grösserer Aufmerksamkeit werth erschiene dagegen die Vermuthung, ob nicht das Licht deshalb auf das Flächenwachsthum positiv heliotropischer Zellen verlangsamend einwirkt, weil es vielleicht zunächst das Dickenwachsthum steigert, also auf der stärker beleuchteten Seite die Dehnbarkeit der Haut unter dem Einfluss des Saftdruckes vermindert. Diese Vermuthung fände eine Stütze an den Beobachtungen von Kraus, wonach in der That bei étiolirten Internodien die Cuticularisirung der Epidermis sowohl wie das Dickenwachsthum der Rinden- und Bastzellen wesentlich beeinträchtigt, durch den Lichtmangel also die Dehnbarkeit dieser Membranen gesteigert ist. Dasselbe liesse sich nicht nur für die Schattenseite eines zum Licht hingekrümmten vielzelligen Internodiums, sondern auch für einen Vaucherien- oder Nitellenschlauch annehmen, indem man glauben könnte, dass die Wand auf der Lichtseite sich zunächst stärker verdickt und deshalb minder dehnbar wird, dem Saftdruck also weniger nachgiebt und in Folge dessen auch langsamer wächst. Beobachtungen an einzelligen heliotropisch gekrümmten Schläuchen liegen jedoch nicht vor.

Sollte sich nun herausstellen, wie die neueren Untersuchungen v. Wolkoff's erwarten lassen, dass der negative Heliotropismus der chlorophyllhaltigen Organe ebenso wenig wie bei den Wurzeln auf stärkerer Assimilation der der stärkeren Lichtquelle zugekehrten Seite beruht, so würde man annehmen müssen, dass alle die genannten möglichen Einwirkungen auch in entgegengesetztem Sinne stattfinden können, wobei die ganze Schwierigkeit der Untersuchung erst recht zu Tage tritt.

Eine zusammenhängende Darstellung der Abhängigkeit des Wachsens vom Licht ist gegenwärtig kaum möglich: das oben Gesagte mag den Leser auf die Hauptfragen, um die sich die Untersuchung zu kümmern hätte, aufmerksam machen. Im Folgenden aber stelle ich noch einige der wichtigeren bis jetzt bekannten Thatsachen mit kritischen Bemerkungen zusammen.

a) Organe, deren Längenwachsthum durch Licht beeinträchtigt wird. Alle bis jetzt untersuchten Internodien (auch die einzelligen der Nitellen nach Hofmeister), welche bei ungleichseitiger Beleuchtung sich so krümmen, dass die der Lichtquelle zugekehrte Seite concav, die Schattenseite convex wird, also alle positiv heliotropischen, zeigen unter dem wechselnden Einfluss von Tag und Nacht (bei hinreichend constanter Temperatur) eine Periodicität des Längenwachsthums der Art, dass dieses vom Abend bis Morgen beschleunigt, vom Morgen bis Abend retardirt wird. Mit beiden Thatsachen aber stimmt überein, dass dieselben Internodien bei dauernder Finsterniss länger, oft vielmal länger werden als unter normalen Verhältnissen. Diese drei Ergebnisse führen ungezwungen zu dem Schluss, dass es die directe Einwirkung des Lichts und zwar nur seiner stark brechbaren Strahlen § 8) ist, welche das Längenwachsthum solcher Internodien verlangsamt und es früher aufhören macht. — Auch für die positiv heliotropischen Wurzeln (wie die von Zea Mais, Lemna, Cucurbita, Pistia u. a.) dürfte sich herausstellen, dass sie, dem Tageslicht ausgesetzt, dieselbe Periodicität wie die Internodien zeigen, was jedoch noch nicht festgestellt ist; dagegen hat Dr. v. Wolkoff für einige Wurzeln bereits nachgewiesen, dass sie in Wasser hinter einer durchsichtigen Glaswand sich entwickelnd in dauernder Finsterniss rascher wachsen als unter dem Wechsel von Tageslicht und nächtlicher Dunkelheit. So ergaben z. B. je 12 Hauptwurzeln der Keime von Pisum sativum

| | folgende Zuwachse | |
|---|---|---|
| | im Finstern. | im diffusen Licht. |
| am 1 Tag | 195 Mm. | 161 Mm. |
| - 2 - | 239 - | 153 - |
| - 3. - | 250 - | 210 - |
| - 4. - | 126 - | 113 - |
| - 5. - | 113 - | 78 - |
| In 5 Tagen | 923 Mm. | 715 Mm. |

Die Zuwachse der Hauptwurzeln von Keimen der Vicia Faba verhielten sich

| | im Finstern. | im diffusen Licht. |
|---|---|---|
| bei je 5 Wurzeln | wie 309 | zu 272 |
| - - 11 - | - 743 | - 612 |
| - - 9 - | - 612 | - 416 |

In diesen Fällen war eine, wenn auch nicht sehr deutlich ausgesprochene Neigung zu positiv heliotropischer Krümmung der Wurzeln zu bemerken. Die Wachsthumsdifferenzen wären ohne Zweifel grösser ausgefallen, wenn man die gleichzeitigen Zuwachse nur während der Tagesstunden verglichen hätte.

Den Internodien und Wurzeln ähnlich verhalten sich die langen, schmalen Blätter vieler Monocotylen, die ebenfalls bei dauernder Finsterniss beträchtlich länger werden als unter normalen Verhältnissen und bei ungleichseitiger Beleuchtung sich positiv heliotropisch krümmen, wobei die Krümmungsebene mit der Ausbreitungsebene zusammenfallen kann, so dass der eine Rand des Blattes beträchtlich länger als der andere, das ganze Blatt also unsymmetrisch wird (wie ich bei Fritillaria imperialis bei Cultur am Fenster sehr deutlich beobachtete, nur diejenigen Blätter, welche genau auf der beleuchteten Vorderseite des Stengels entsprangen, waren symmetrisch, wie alle Blätter im Freien); was dagegen die tägliche, durch das Licht veranlasste Periode betrifft, so fehlt es bei diesen Blättern ebenfalls noch an Beobachtungen.

Viel schwieriger gestalten sich die Beobachtungen bei den netzadrigen breiten Blättern der Dicotylen. Aus der Thatsache, dass sie im Finstern kleiner, oft vielmal kleiner bleiben als unter normalen Bedingungen, könnte man folgern wollen, dass sich ihr Flächenwachsthum grade umgekehrt verhalte wie das der Internodien und langen Monocotylenblätter. Allein Batalin zeigte, dass es genügt, étiolirte Pflanzen ab und zu so kurze Zeit, dass sie dabei nicht ergrünen, dem Licht auszusetzen, um ihr Wachsthum im Finstern beträchtlich zu steigern. Dies führt zu der Annahme, dass das Licht in étiolirten Blättern eine nicht in Assimilation bestehende chemische Veränderung hervorbringt, durch welche sie dann befähigt werden im Finstern weiter zu wachsen. Jedenfalls geht daraus hervor, dass der vermuthete Gegensatz des Wachsthums derartiger Blätter zu dem der Internodien nicht besteht, dass sie unter normalen Beleuchtungsverhältnissen nicht deshalb grösser als in dauernder Finsterniss werden, weil etwa das Licht das Zellenwachsthum derartiger Blätter unmittelbar begünstigte. Vielmehr bestätigen neue Untersuchungen Prantl's die Vermuthung[1]), dass sich grüne (also gesunde, normale) Blätter bezüglich der täglichen vom Licht abhängigen Periode ähnlich verhalten wie die positiv heliotropischen Internodien. Durch zahlreiche, in dreistündigen Zwischenräumen vorgenommene Breiten- und Längsmessungen an Blättern von Cucurbita Pepo und Nicotiana Tabacum u. a. gelang es ihm, Wachsthumscurven aufzustellen, welche, trotz gegensinniger Temperaturschwankungen, vom Abend bis zum Morgen ansteigen, nach Sonnenaufgang ein Maximum der Höhe erreichen und dann während des Tags bis zum Abend fallen, ganz wie ich es für die positiv heliotropischen Internodien nachgewiesen habe. Bestätigt sich das allgemein, so geht daraus hervor, dass die netzadrigen breiten Dicotylenblätter ebenfalls im Finstern rascher wachsen als im Licht, durch das Licht also im Wachsen gehindert werden; wenn solche Blätter aber trotzdem in dauernder

1) Vergl. Arb. des bot. Instit. Würzburg. III. p. 382.

Finsterniss kleiner bleiben, weil sie zu früh zu wachsen aufhören, so wird man dies als einen Krankheitszustand deuten dürfen, der darin besteht, dass gewisse Vorgänge des Stoffwechsels, welche dem Wachsthum vorausgehen müssen und durch das Licht hervorgerufen werden, in dauernder Finsterniss unterbleiben. Man hätte sich dieser Annahme gemäss zu denken, dass bei den Blättern, die sich unter dem wechselnden Einfluss von Tag und Nacht entfalten, das Wachsthum durch das Licht unmittelbar gehindert wird, gleichzeitig aber gewisse chemische Veränderungen stattfinden, die das Wachsthum überhaupt möglich machen und es in darauf folgender Finsterniss, wenn sie nicht zu lange dauert, unterstützen. Dass es sich hier jedoch nicht um Assimilation handelt, zeigen Batalin's Versuche mit nicht grünen Blättern.

Fragen wir nun nach den mechanischen Veränderungen, welche das Licht an den bisher betrachteten Organen hervorbringt, und wodurch ihr Wachsthum verlangsamt wird, so ist zu bedauern, dass es bisher nicht versucht worden ist, dieselben an einzelligen positiv heliotropischen Organen (Vaucherienschläuchen und Nitellainternodien) zu studiren, da man hier den mechanisch einfachsten Fall vor sich hätte. — Bei den aus gespannten Gewebeschichten bestehenden Internodien der Phanerogamen fand Kraus eine geringere Schichtenspannung zwischen Mark und Rinde im etiolirten Zustand, ebenso geringere Verdickung, Verholzung und Cuticularisirung der Zellwände der durch das Mark passiv gedehnten Gewebeschichten; daraus folgt, dass diese letzteren dehnbarer sind als im normalen Internodium und also dem Verlängerungsstreben des Markes geringere Hindernisse entgegensetzen. Denkt man sich, dass auch bei einzelligen Schläuchen das Licht die Cuticularisirung und das Dickenwachsthum der Zellhaut steigert, so wird sie dem Drucke des Zellsaftes stärker widerstehen, weniger gedehnt werden und deshalb langsamer wachsen.

Aus den Veränderungen der Gewebespannung auf der convexen und concaven Seite positiv heliotropisch gekrümmter Internodien ist für die Mechanik der Lichtwirkung bei dem Wachsthum wenig zu errathen. Spaltet man ein solches der Länge nach so, dass die Lichtseite von der Schattenseite getrennt wird, so krümmt sich jene noch stärker concav, diese dagegen wird weniger convex oder selbst etwas concav nach der Schattenseite hin. Mit anderen Worten: die Spannung äusserer und innerer Schichten auf der concaven (Licht-) Seite ist grösser als auf der convexen (Schattenseite). Allein dieses Verhalten findet sich gerade so bei den geotropisch aufwärts gekrümmten Internodien, den negativ heliotropischen Internodien, ebenso bei den gewundenen Ranken und kann im Grunde gar nicht anders sein.

b) Negativ heliotropische Organe[1]) sind bis jetzt nur in verhältnissmässig geringer Zahl bekannt. Von chlorophyllhaltigen sind zu nennen das hypocotyle Stengelglied des Keims von Viscum album, die älteren fast ausgewachsenen Internodien von Hedera Helix, Tropaeolum majus, die basalen Rankentheile von Vitis vinifera, Ampelopsis quinquefolia und Bignonia capreolata. Den für mich noch fraglichen negativen Heliotropismus der Marchantieen und Farnprothallien, sowie anderer auffallend bilateraler Organe übergehe ich einstweilen. Von nicht grünen Theilen sind als negativ heliotropisch vor Allem die Luftwurzeln der Aroideen und epidendrischen Orchideen[2]), besonders aber die selbst für schwaches einseitiges Licht höchst empfindlichen Wurzeln von Chlorophytum Gayanum zu nennen. Ausserdem wird negativer Heliotropismus bei den Keimwurzeln von Cichoriaceen und Cruciferen u. a. angegeben; sicher constatirt wurde er bei Brassica napus und Sinapis alba in neuerer Zeit von Wolkoff. — Von einzelligen chlorophyllfreien Organen sind mit Sicherheit gegenwärtig nur die Wurzelhaare der Marchantia als negativ heliotropisch bekannt (Pfeffer).

Die Bemerkung, dass eine Anzahl der chlorophyllfreien negativ heliotropischen Organe

1) Knight: philosoph. transact. 1812. p. 314. — Dutrochet: mém. II. p. 6 ff. — Durand's und Payer's Angaben, vergl. meine Experim.-Physiol. 1865. p. 41.

2) Nach vielfältigen eigenen Beobachtungen und Angaben Anderer.

und vor Allem die höchst empfindlichen Wurzeln von Chlorophytum sehr durchscheinend sind, führte v. Wolkoff zu der Vermuthung, dass bei der cylindrischen, unten konisch zulaufenden Form derselben, die Strahlen so gebrochen werden könnten, dass sie auf der von der Lichtquelle abgewendeten Seite eine intensivere Beleuchtung des Gewebes erzeugen als auf der Lichtseite, dass also Concavkrümmung die auf der von der Lichtquelle abgewendeten Seite doch dem Wesen nach mit dem positiven Heliotropismus übereinstimmen würde.

In der That zeigen quer abgeschnittene Wurzelspitzen von der Seite beleuchtet und von oben gesehen die entsprechenden Lichtverhältnisse.

Es ist dabei jedoch nicht zu übersehen, dass die Spitzen auch solcher Wurzeln, die keineswegs entschieden negativ, eher positiv heliotropisch sind, wie die von Vicia Faba, die gleiche Erscheinung, wenn auch vielleicht in geringerem Grade zeigen. Ob es andererseits möglich ist, auch für die negativ heliotropischen, sehr dünnwandigen Wurzelhaare der Marchantia eine ähnliche Lichtbrechung vorauszusetzen, steht noch dahin; weitere Untersuchungen müssen vielmehr zeigen, ob die Vermuthung Wolkoff's haltbar ist oder nicht. Ein besonders werthvolles Object würde man zu diesem Zweck wahrscheinlich in den Rhizomorphen finden, welche nach den älteren Untersuchungen von Schmitz zwar entschieden negativ heliotropisch sind, aber dennoch bei allseitiger Beleuchtung langsamer wachsen als im Finstern. Für die sehr wenig durchscheinenden älteren Internodien von Hedera Helix, die älteren unteren Partien der oben genannten Ranken u. s. w. wird man das Vorhandensein einer w i r k s a m e n Brennlinie auf der Schattenseite schon deshalb nicht zulassen können, weil es offenbar darauf ankommt, dass diese intensiveres blaues und violettes Licht enthielte, was bei dem Chlorophyllgehalt der durchstrahlten Gewebe durchaus unwahrscheinlich ist. Dennoch erfolgt, wenigstens bei Hedera, die negativ heliotropische Krümmung grade so wie die der Wurzeln von Chlorophytum nur in stark brechbarem Licht (welches durch Lösung von Kupferoxydammoniak gegangen), nicht in gemischt gelbem (hinter Kalibichromat). Wäre, wie Wolkoff früher annahm, die stärkere Ernährung, d. h. Anhäufung assimilirter Stoffe auf der Lichtseite die Ursache stärkeren Wachsthums bei dieser Kategorie von negativ heliotr. Organen, so müssten sie sich im minder brechbaren Licht (Roth, Orange, Gelb) viel stärker rückwärts krümmen als im stark brechbaren; thatsächlich geschieht aber das Gegentheil. Auch würde diese Annahme nicht erklären, warum dieselben Internodien, welche in früher Jugend entschieden positiv heliotropisch sind, erst später, wenn ihr Längenwachsthum fast aufhört, die entgegengesetzte Reaction gegen Licht zeigen.

Die noch nicht abgeschlossenen Beobachtungen v. Wolkoff's (im botan. Laborat. zu Würzburg) gestatten einstweilen die Annahme, dass es zweierlei negativ heliotropische Organe giebt; zu der einen Art gehören die Wurzeln, bei denen die negat. heliotr. Krümmung nahe der Spitze an der Stelle erfolgt, wo das rascheste Wachsthum stattfindet; zu der anderen die erwähnten Internodien, wo die negativ heliotr. Krümmung nur an älteren Theilen, deren Wachsthum im Erlöschen begriffen ist, sich einfindet, während die jungen, rasch wachsenden Theile positiv heliotropisch sind; dazu kommt als besondere Eigenthümlichkeit, dass die älteren Theile, nach vorausgegangener einseitiger Beleuchtung, auch im Finstern noch einige Zeit fortfahren sich so zu krümmen, dass die vorher beleuchtete Seite convex wird; diese Nachwirkung scheint auch Wolkoff bei den Organen der ersten Art, so wie bei positiv heliotropischen zu fehlen.

Man sieht, dass es sich hier um ungelöste Probleme handelt, und, Alles wohl erwogen, dürfte doch die Annahme, dass es zweierlei Zellen gebe, von denen die einen (posit. heliotr.)

1) Schmitz: Linnaea p. 1843, p. 513 ff. Wenn sich, wie ich kaum zweifle, die Angaben von Schmitz über die Rhizomorphen bestätigen, so darf man aus der Beschleunigung des Wachsthums eines Organs im Finstern nicht folgern, dass es auch positiv heliotropisch sei. Vielleicht ist keine Thatsache so sehr wie diese geeignet, zu zeigen, wie sehr es nöthig ist, die Erscheinungen des Heliotropismus von Neuem und besser als bisher zu untersuchen.

durch das Licht im Längenwachsthum gehindert, die anderen negativ heliotr. dadurch befördert werden, die einfachste, den Thatsachen am besten entsprechende sein; dieser Gegensatz darf um so weniger überraschen, da wir bei dem Verhalten wachsender Zellen zur Gravitation einen ganz ähnlichen und viel schärfer ausgesprochenen Gegensatz vorfinden.

§ 21. Wirkung der Gravitation auf das Längenwachsthum. Geotropismus[1]. In § 10 wurde schon gezeigt, dass es die Massenanziehung der Erde, die Gravitation ist, welche (bei allseitig gleicher Beleuchtung oder im Finstern, also bei Ausschluss des Heliotropismus) veranlasst, dass gewisse Organe abwärts, andere aufwärts, noch andere schief zum Horizont sich richten; hier soll einstweilen nur von den gerade auf- und abwärts gerichteten die Rede sein, da bei der schiefen Richtung noch andere Ursachen mitwirken.

Wie die Organe, je nach ihrer inneren Beschaffenheit, auf der der Lichtquelle zugekehrten Seite entweder langsamer oder rascher wachsen als auf der anderen, so veranlasst auch die Schwere je nach der Natur der Organe eine Beschleunigung oder Verlangsamung des Längenwachsthums auf der dem Erdcentrum zugekehrten Seite; Organe der zweiten Art nennt man dem entsprechend positiv, die der andern negativ geotropisch. Positiv geotropische Organe sind demnach solche, welche auf der Unterseite concav werden und ihre freie Spitze abwärts richten, wenn ihre Längsaxe in eine zum Erdradius schiefe Richtung gebracht oder horizontal gelegt wird; negativ geotropisch dagegen sind diejenigen, welche unter gleichen Bedingungen auf der Unterseite convex werden und dem entsprechend ihr freies Ende emporrichten, bis es senkrecht aufwärts steht.

Ob positiv geotropische Organe, wenn sie dem Einfluss der Schwere (ähnlich wie positiv heliotropische dem des Lichts) ganz entzogen werden, ein andere Geschwindigkeit des Wachsthums zeigen würden, als wenn die Schwere parallel der Wachsthumsaxe wirkt, ist noch nicht ermittelt; doch scheint es, als ob die Schwerkraft nur dann beschleunigend oder retardirend auf das Längenwachsthum einwirkte, wenn ihre Richtung (d. h. die Verticale des betreffenden Orts) die Längsaxe des Organs unter irgend einem Winkel schneidet und zwar um so mehr, je mehr sich der letztere einem Rechten nähert.

Eben so wenig wie der positive und negative Heliotropismus, hängt auch die Art des Geotropismus von der morphologischen Natur der Organe ab. Positiv geotropisch sind z. B. nicht nur alle Hauptwurzeln von phanerogamen Keimpflanzen, und die meisten aus Stämmen (Knollen, Zwiebeln, Rhizomen) hervorbrechenden Nebenwurzeln, sondern auch viele blätterbildende Seitensprosse, zumal solche, welche dazu bestimmt sind, Rhizome zu erzeugen, neue Zwiebeln zu bilden (Tulipa, Physalis, Polygonum und viele andere) und selbst Blattgebilde, wie die

---

1) Knight: philos. transact. 1806. T. I, p. 99—108 und übersetzt in Treviranus Beiträge zur Pflanzen-Physiol. p. 191—206. — Johnson: Edinburgh philos. journal 1828. p. 312 und Linnaea 1830. Bd. V, p. 145 im Lit.-Bericht. — Dutrochet: ann. des sciences nat. 1833. p. 413. — Wiegand: botan. Unters. Braunschweig 1854. p. 133. — Hofmeister in Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. III. p. 77. — Derselbe: bot. Zeitg. 1868. No. 16, 17 und 1869, No. 3—6. — Frank: Beiträge zur Pflanzen-Physiol. Leipzig 1868. p. 1. — Müller: bot. Zeitg. 1869 u. 1871. — Spescheneff: botan. Zeitg. 1870. p. 65. — Ciesielski: Unters. über die Abwärtskrümmung der W. Dissertation. Breslau 1871. — Sachs: Arb. des bot. Instit. in Würzburg 1872. Heft II. Abh. IV u. V und Heft III. 1873. Abhandlung XIII, und Exper.-Physiol. p. 505; ferner Flora 1873 No. 21.

Cotyledonenscheiden von Allium, Phoenix und vielen andern Monocotylen; zu den positiv geotropischen Organen sind auch die Lamellen und Röhren der Hymenien der Hutpilze zu rechnen. Entschieden negativ geotropisch sind dagegen alle aufrecht wachsenden nicht bilateralen Sprossaxen, Blattstiele und die Strünke vieler Hutpilze, die schlauchförmigen Sporangienträger von Mucor u. dgl.

Sowie der Heliotropismus ist auch der Geotropismus verschiedener Organe graduell verschieden; sehr kräftig z. B. ist er bei den Hauptwurzeln der Keimpflanzen einer-, bei den aufrechten Hauptstämmen überhaupt andererseits, viel schwächer bei den Nebenwurzeln, und Seitenzweigen aufrechter Stämme: überhaupt scheint es Regel, dass, wenn aus einem senkrecht wachsenden, also entschieden geotropischen Organ Seitengebilde gleicher Art entspringen, die Auszweigungen der ersten Ordnung weniger geotropisch sind und dann ebenso die weiteren Auszweigungen um so weniger, einer je höheren Ordnung sie angehören, wobei jedoch besondere Umstände Ausnahmen bewirken können; sehr deutlich tritt diese Abstufung bei den Wurzeln hervor: aus der entschieden positiv-geotropischen Hauptwurzel oder einer starken stammbürtigen Wurzel entspringen Nebenwurzeln der ersten Ordnung, deren Geotropismus viel schwächer ist, aus diesen aber gehen Nebenwurzeln zweiter Ordnung hervor, die, wie es scheint, gar nicht mehr geotropisch sind und daher nach allen Richtungen, die sie ihrer Anlage nach zufällig haben, weiter wachsen. Aehnlich wie für den Heliotropismus ist es auch für den Geotropismus gleichgiltig, ob das betreffende Organ chlorophyllhaltig oder nicht, ob es aus Gewebemassen zusammengesetzt oder nur aus einer längswachsenden Zelle oder aus einer einfachen Zellenreihe gebildet ist; in die letzte Kategorie z. B. gehören die positiv geotropischen Wurzelschläuche der Mucorineen, die negativ geotropischen Sporangienträger dieser und zahlreicher anderer Schimmelpilze; ebenso sind die Rhizoiden der Charen positiv, die Laubstengel derselben negativ geotropisch, jene chlorophyllfrei, diese grün, beide aus einzelligen Gliedern gebildet. Ob und wie stark überhaupt ein Organ positiv und negativ geotropisch oder heliotropisch sei, hängt ganz und gar von der Bedeutung desselben für den Haushalt der Pflanze, also von seiner biologischen Aufgabe ab.

Bei dem merkwürdigen Umstand, dass es positiv und negativ heliotropische und geotropische Organe giebt, und bei manchen Aehnlichkeiten, die der Heliotropismus mit dem Geotropismus noch sonst darbietet, könnte man sich die Frage vorlegen, ob nicht vielleicht alle positiv heliotropischen Organe zugleich einen bestimmten entweder positiven oder negativen Geotropismus haben und umgekehrt, ob also nicht vielleicht beide Eigenschaften in einer bestimmten Beziehung zu einander stehen; das scheint jedoch keineswegs der Fall: unter Hauptwurzeln, welche sämmtlich positiv geotropisch sind, finden sich solche mit positivem und solche mit negativem Heliotropismus; ferner sind die Luftwurzeln des Chlorophytum, der Aroideen und Orchideen sehr entschieden negativ heliotropisch, aber fast gar nicht geotropisch, das gleiche ist nach Schmitz (Linnaea 1843 p. 513) bei den Rhizomorphen der Fall. Eine nothwendige Beziehung zwischen beiden Eigenschaften scheint also nicht zu bestehen.

Es leuchtet ein, dass Organe, welche zugleich heliotropisch und geotropisch sind und welche gleichzeitig bei schiefer Lage zum Horizont von oben oder von unten beleuchtet werden, in ihrem Wachsthum Veränderungen erleiden, die vom Licht und von der Schwere zugleich abhängen; so kann z. B. die Aufwärtskrümmung

eines horizontal gelegten Stengels, der von oben beleuchtet wird, gleichzeitig durch positiven Heliotropismus und durch negativen Geotropismus bedingt sein; dagegen wird ein aufrechter Stengel, der sich einer seitwärts liegenden Lichtquelle heliotropisch zugewendet, also eine nach unten concave Krümmung macht, vermöge seines negativen Geotropismus sich aufzurichten suchen, was er auch thut, wenn die einseitige Beleuchtung beseitigt wird; daher findet man Stengel, die am Abend positiv heliotropisch gekrümmt waren, morgens zuweilen gerade aufrecht stehend. Diese Verhältnisse sind natürlich in erster Linie zu berücksichtigen, wenn man Beobachtungen über den Heliotropismus und Geotropismus anstellt.

Wir sahen im vorigen Paragraphen, dass es bis jetzt nicht gelungen ist, sich eine klare Vorstellung davon zu machen, in welcher Weise das Licht bei heliotropischen Organen die Mechanik des Wachsthums beeinflusst; ebenso wenig sind wir gegenwärtig im Stande anzugeben, wie aus der Einwirkung der Erdanziehung eine Beschleunigung oder Verlängerung des Wachsthums der Zellhäute resultirt; ja es liessen sich die dort geltend gemachten Bedenken und Erwägungen hier mutatis mutandis wiederholen; ganz besonders aber ist hervorzuheben, dass das Protoplasma, wie es unter dem Reiz des Lichts bestimmte Bewegungen ausführt, auch durch die Schwerkraft zu solchen veranlasst wird; so zeigte Rosanoff[1], dass die Plasmodien von Aethalium septicum negativ geotropisch sind, indem sie unter dem Einfluss der Schwere an steilen, feuchten Wänden emporkriechen, unter dem der Centrifugalkraft sich nach dem Rotationscentrum hinwenden, also diejenigen Richtungen einschlagen, die man am allerwenigsten bei der scheinbar flüssigen Beschaffenheit derselben erwarten sollte. Es ist die Frage, ob es nicht auch Protoplasma giebt, welches sich in dieser Beziehung entgegengesetzt verhält, und bei der Abhängigkeit des Zellhautwachsthums von der Thätigkeit und wahrscheinlich auch der Lagerung des Protoplasma in der Zelle, ist die Frage kaum von der Hand zu weisen, ob nicht vielleicht alle geotropischen Wirkungen zunächst dadurch veranlasst werden, dass das Protoplasma unter dem Einfluss der Schwere bestimmte Lagen in den Zellen annimmt, die dann das Längenwachsthum der Häute an der Unterseite beschleunigen oder befördern. Da hierüber jedoch nichts bekannt ist, richten wir unsere Aufmerksamkeit allein auf das Wachsthum der Zellhäute, indem wir unentschieden lassen, ob die Schwere unmittelbar oder mittelbar darauf einwirkt.

Um nun dem Anfänger das Problem klar zu machen[2], um welches es sich bei dem Einfluss der Schwere auf das Längenwachsthum der Zellhäute handelt, betrachten wir als einfachstes Beispiel einen einzelligen Schlauch (wie wir ihn bei den Vaucherien finden), dessen Hinterende sich als Wurzel mit positivem, dessen Vorderende sich als Stengel mit negativem Geotropismus ausbildet. Fig. 482 *A* mag dies versinnlichen, indem wir annehmen, der ganze Schlauch sei anfangs in verticaler Richtung auf- resp. abwärts gerade gewachsen, dann aber horizontal gelegt worden, wie die schwach liniirte Fig. bei *S* und *W* zeigt. Nach einiger Zeit würde nun der Wurzelschlauch die Krümmung abwärts, wie *W'*, der

---

1) Rosanoff: de l'influence de l'attraction terrestre sur la direction des plasmodia des Myxomycètes (mém. de la société impériale des sc. de Cherbourg). T. XIV.

2) Die Aeusserungen Duchartre's über den Geotropismus in seinen observations sur le retournement des champignons, Comptes rendus 1870. T. LXX, p. 781 zeigen, dass er sich die Frage offenbar nicht klar gemacht hat.

Theil S dagegen die Aufwärtskrümmung wie S′ zeigen. Es leuchtet von selbst ein, dass jede dieser Krümmungen nur dadurch zu Stande kommen kann, dass das im aufrechten Stand allseitig gleiche Wachsthum jetzt ungleich auf Ober- und Unterseite geworden ist, dass in beiden Fällen die convexe Seite relativ rascher als die concave gewachsen ist.

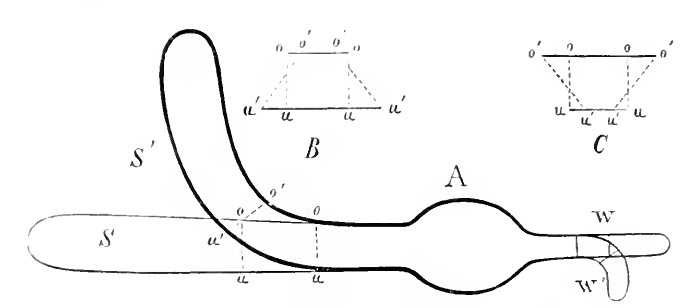



Fig. 182. Schema für die geotropische Auf- und Abwärtskrümmung. Vergl. Fig. 177.

Uebertragen wir nun meine Ergebnisse an aufwärts gekrümmten Internodien und Grasknoten (l. c.) auf unseren einfachen Schlauch, so ist das Wachsthum bei dem aufwärts gekrümmten Theil auf der convexen Unterseite auch rascher, auf der Oberseite langsamer, als wenn er gerade aufwärts gewachsen wäre; ebenso dürfen wir nach Ciesielski's und meinen Messungen an Wurzeln annehmen, dass bei dem abwärts gekrümmten Schlauch das Wachsthum der convexen Oberseite stärker, das der concaven Unterseite langsamer gewesen ist, als wenn die gekrümmte Stelle in verticaler Stellung weiter gewachsen wäre; d. h. also, bei dem horizontal gelegten Schlauch wird an dem positiv geotropischen Theil das Wachsthum auf der oberen, an dem negativ geotropischen Theil auf der unteren Seite beschleunigt, auf der Gegenseite jedesmal verlangsamt.

Nehmen wir also an, in Fig. *B* hätte eine Querscheibe des Schlauches *S* in aufrechter Stellung desselben in bestimmter Zeit die beiden Wandseiten zu den gleichen Längen *oo* und *uu* verlängert und wäre dabei gerade geblieben; hätte der Schlauch jedoch während derselben Zeit horizontal gelegen, so würde die Unterseite die grössere Länge *u′u′*, die Oberseite die kleinere Länge *o′o′* erreicht haben, und das Stück hätte sich dem entsprechend krümmen müssen.

Gerade das Entgegengesetzte würden wir, wie *C* zeigt, gefunden haben, wenn das betrachtete wachsende Stück dem Schlauche *W* angehörte.

Man denke sich nun ferner diesen einfachen Schlauch *A* überall durch Längs- und Quertheilungen in einen aus vielen Zellenschichten bestehenden Gewebekörper zerlegt, oder man denke sich, was hier auf dasselbe hinausläuft, statt des Schlauches *S* einen Keimstengel, statt des Theiles *W* eine Keimwurzel, so würde, wie die Beobachtungen zeigen, an jeder Zelle der wachsenden Regionen dasselbe stattfinden, was wir hier an dem Schlauch betrachtet haben; innerhalb *S* würde jede Zelle auf der Unterseite stärker, auf der Oberseite schwächer gewachsen sein als im aufrechten Stand, innerhalb *W* wäre es umgekehrt; wir würden finden, dass in *S* bei jeder weiter unten liegenden Zelle die Unterseite sowohl wie die Oberseite länger ist als bei jeder höher [1]) liegenden Zelle, umgekehrt bei

[1] Nämlich unten und oben im Sinne des Erd-Radius oder des Pendels.

W; d. h. jede einzelne Zelle eines geotropisch gekrümmten Theils verhält sich so, wie wenn man diesen (anfangs gerade gedacht) oben und unten festhielte und dann böge. Der Anfänger wird sich dies noch klarer machen können, wenn er in dem durch A gegebenen Umriss der gekrümmten Theile Längslinien parallel mit den geraden und den gekrümmten Contouren zieht, dann aber in dem geraden Stück einfach durch rechtwinkelig kreuzende Parallelen die Querwände der Zellen andeutet, während er innerhalb des gekrümmten Theils die Querwände durch Linien bezeichnet, welche den Krümmungsradien entsprechen. Dem entsprechend nämlich, wenn auch mit vielen Unregelmässigkeiten, verhalten sich die Zellen auf Längsschnitten durch geotropisch gekrümmte Grasknoten und Wurzeln.

Erst wenn man sich auf diese Weise die Thatsache, um die es sich bei dem Geotropismus betreffs des Zellhautwachsthums handelt, klar gemacht, kann man zu der Frage übergehen, warum, d. h. durch welche Einwirkung der Schwere diese Verschiedenheiten des Wachsthums auf der Ober- und Unterseite jeder horizontal gelegten Zelle eines geotropischen Organs veranlasst werden. Die Antwort auf diese Frage ist aber bis jetzt, gerade so wie bei dem Heliotropismus, auf den das dargelegte Schema mutatis mutandis ebenfalls passen würde, unbekannt.

Die von Hofmeister aufgestellte, auch von mir längere Zeit getheilte Ansicht, dass der positive Geotropismus nur bei solchen Organen und an solchen Stellen derselben vorkomme, welche der Gewebespannung (Schichtenspannung) entbehren, während die mit starken Schichtenspannungen ausgestatteten Organe negativ geotropisch sind, beruht auf unvollständiger Induction; denn einerseits entbehren die der Abwärtskrümmung fähigen Stellen der Keimwurzeln (wie § 15 gezeigt wurde) nicht ganz der Spannung zwischen Rinde und axilem Strang, andererseits aber sind bei den Grasknoten, obwohl sie im höchsten Grade negativ geotropisch sind, keine oder nur sehr geringe Schichtenspannungen vorhanden; ja bei den ebenfalls negativ geotropischen Bewegungspolstern der Blattstiele von Phaseolus (meine Exper.-Physiol. p. 105) ist die Spannung zwischen Rinde und axilem Strang dem Sinne nach eine ähnliche wie bei den positiv geotropischen Wurzeln, aber äusserst intensiv. Wenn somit auch die Gewebespannung und ihre Veränderung durch den Einfluss der Schwere nicht als die Ursache der Aufwärtskrümmung betrachtet werden darf, so darf man doch annehmen, dass die aufrecht wachsenden Organe von der starken Gewebespannung insofern Nutzen ziehen, als dieselbe ihre Steifheit und Elasticität erhöht, sie also geschickter macht für den aufrechten Stand, was bei den abwärts wachsenden Organen ganz unnöthig ist. In besonders auffallender Weise tritt die Bedeutung der Steifheit und Elasticität für die Möglichkeit der Aufrichtung negativ geotropischer Organe, z. B. bei den nickenden Stielen vieler Blüthenknospen und Blüthen, hervor, bei denen das Streben, sich aufwärts zu krümmen, nicht in die Erscheinung treten kann, weil die Last der Blüthe hinreicht, den Stiel abwärts zu biegen. Schneidet man die Blüthenknospen in solchen Fällen ab, so richtet sich der Stiel (wie de Vries in Arb. des bot. Instit. Würzburg II, p. 229 zeigte) durch stärkeres Wachsthum der Unterseite gerade aufwärts; so z. B. bei Clematis integrifolia, Papaver pilosum und dubium, Geum rivale, Anemone pratensis u. a. Die vorhandene Gewebespannung derartiger Stiele reicht eben nicht hin, ihnen die nöthige Steifheit zu geben, damit sie vermöge ihrer geotropischen Aufwärts-

krümmung die überhängende Last der Blüthe bewältigen, vielmehr überwältigt diese das Streben, sich auf der Unterseite convex zu krümmen, was sofort in Action tritt, wenn die Last beseitigt wird. Aehnlich ist es bei sehr langen und nicht hinreichend steifen Sprossen, wie denen der Trauerweide, der Traueresche u. dgl.

Wenn viele Organe in horizontaler oder schiefer Richtung wachsen, ohne sich weder abwärts noch aufwärts zu krümmen, so kann das darauf beruhen, dass sie überhaupt nicht geotropisch sind und einfach in der Richtung ihrer ersten Anlage gerade fortwachsen, wie die Nebenwurzeln höherer Ordnung, die aus ihren Mutterwurzeln auf der Unterseite entspringend abwärts, aus der Oberseite entspringend aufwärts, aus den Flanken entspringend horizontal oder je nach der Lage ihrer Mutterwurzel auch schief und gerade fortwachsen. Hierauf ist unter Anderem die auffallende von mir (l. c.) beschriebene Erscheinung zurückzuführen, dass Pflanzen, welche in gleichmässig feuchtem Boden wachsen, gern zahlreiche feine Wurzeln aus diesem mit der Spitze aufwärts hervortreten lassen; es sind eben Nebenwurzeln 2. und 3. Ordnung, welche auf der Oberseite horizontaler oder schiefer Mutterwurzeln entspringend, gradeaus aufwärts wachsen, ohne geotropisch zu sein; ist der Boden freiem Luftzutritt ausgesetzt, so ist seine Oberfläche oft trocken, und die feinen aufstrebenden Wurzeln sterben ab, wie ich mich bei Culturen in Glasgefässen, die mit Erde gefüllt sind, überzeugte.

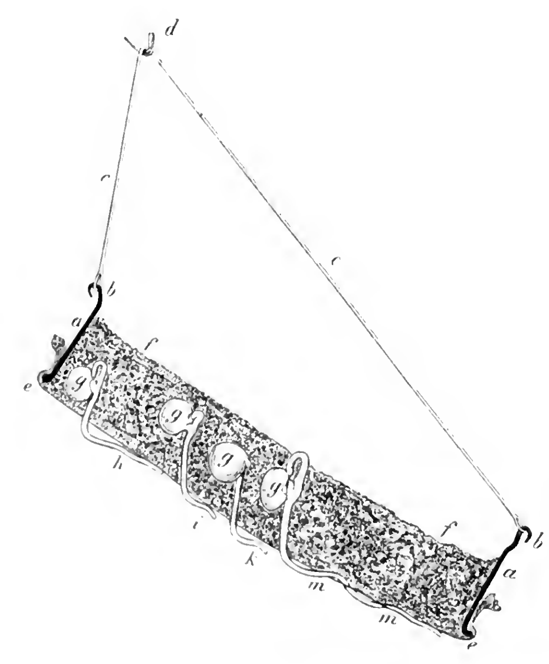


Fig. 483.

Aber auch geotropische Organe können schief oder horizontal wachsen, weil andere Ursachen ihren Heliotropismus überwiegen oder ihm entgegenwirken. Unter diesen Ursachen ist eine der gewöhnlichsten die bilaterale Structur, welche es bewirkt, dass das Organ auf einer Seite aus inneren Ursachen kräftiger wächst; da ich im nächsten Paragraphen darauf zurückkomme, sei hier nur ein Beispiel erwähnt: die Nebenwurzeln erster Ordnung von Keimpflanzen in gleichmässig feuchtem Boden treten nicht selten schief über die Erdoberfläche hervor; ich habe mich überzeugt, dass diese in den beobachteten Fällen (z. B. Vicia Faba) auf einem vom Geotropismus ganz unabhängigen stärkeren Wachsthum der Unterseite dieser Nebenwurzeln beruht, vermöge dessen sie immer in einem flachen, aufwärts geöffneten Bogen fortwachsen. Aber auch äussere Ursachen können dem selbst sehr ausgesprochenen Geotropismus entgegenwirken; so zeigten schon

Knight und Johnson, was ich kürzlich ausführlicher beschrieben habe, dass stark positiv geotropische Hauptwurzeln ebenso wie ihre Nebenwurzeln in mässig feuchter Luft wachsend von ihrer senkrechten resp. schiefen Richtung abgelenkt werden, wenn sich in ihrer Nähe eine feuchte Oberfläche befindet; unter diesen Umständen entsteht an der sonst die Abwärtskrümmung vermittelnden Region hinter der Spitze eine Krümmung concav gegen die feuchte Fläche, wodurch die Spitze zu dieser hingeführt wird, um in den feuchteren Körper einzudringen oder an ihn angeschmiegt hinzuwachsen. Zur Demonstration dieser Erscheinung eignet sich besonders der in Fig. 483 im Längsschnitt dargestellte Apparat. Er besteht aus einem Zinkrahmen *a a*, der unten mit weitmaschigem Tüll überspannt, ein schief hängendes Sieb darstellt, welches mit feuchten Sägspänen *f f* gefüllt ist; in diesem keimen die Samen *g g g*, deren Wurzeln anfangs innerhalb der Sägspäne senkrecht abwärts wachsen. Tritt dann die Wurzelspitze durch eine Masche in die nicht allzu trockene Luft, so wendet sie sich nach der feuchten Unterfläche hin (*h—m*), wobei offenbar der Geotropismus überwunden wird.

Das im Text Mitgetheilte sollte den Leser zunächst über die verschiedenen Fragepuncte orientiren, welche bei dem Studium des Geotropismus vorwiegend zu berücksichtigen sind und welche in der Literatur bisher auch vorwiegend in Betracht gezogen wurden. Dagegen fehlte es bis in die neueste Zeit an ausführlichen, zumal messenden Beobachtungen über die mit der geotropischen Krümmung nothwendig zusammenhängenden Wachsthumsvorgänge, über die wahre Form der Krümmung und ihre Aenderungen mit der Zeit und andere Beziehungen, welche möglicherweise Auskunft geben können über die Natur der inneren Veränderungen, welche als äusseren Effect die Krümmung auf- oder abwärts hervorrufen. In meinen Eingangs des § genannten Abhandlungen habe ich diese Lücke auszufüllen gesucht, indem ich zunächst solche Organe beobachtete, deren Geotropismus mit grosser Energie auftritt, nämlich die aufrecht wachsenden Stengel, die Knoten der Grashalme und die abwärts wachsenden Hauptwurzeln.

1) Aufwärtskrümmung normal senkrecht wachsender Stengel[1]. Meine Beobachtungen wurden meist an dicken, steifen und langen Internodien solcher Blüthenstengel gemacht, die in kurzen Zeiten beträchtliche Höhen erreichen und durch glatte Oberfläche die Auftragung von Markirungsstrichen mit Tusche und genaue Messung der markirten Theile erlauben. Die Messungen sowohl an graden Sprossen, wie an der concaven und convexen Seite gekrümmter, wurden mit biegsamen, auf steifes Papier gedruckten Maasstäben aufgeführt. — Um die Vorgänge bei der Aufwärtskrümmung horizontal gelegter Stengel oder Internodien beurtheilen zu können, muss man vorher die Vertheilung des Wachsthums an ihnen kennen, worüber bereits in § 17 im Allgemeinen berichtet wurde. Anfangs ist das ganze Internodium, sowie der ganze aus einigen Internodien bestehende Spross in Verlängerung begriffen. Später hört das Wachsen an der Basis des mehrgliederigen Stengels auf und nur eine gewisse Anzahl von Internodien unter der Gipfelknospe (die hier nicht mit in Betracht gezogen wird) bildet die wachsende und geotropisch krümmungsfähige Region des Stengels. Betrachtet man einzelne Internodien, so kann die später fortwachsende Region entweder dem Gipfel oder der Basis näher liegen; das Gipfelwachsthum ist der gewöhnliche, das Basalwachsthum ein seltener Fall. Merkwürdigerweise können ganz ähnliche Internodien nahe verwandter Pflanzen in diesem Punct verschieden sein: so findet bei den Blüthenschäften von Allium atropurpureum Gipfelwachsthum, bei denen von Allium Porrum und A. Cepa Basalwachsthum statt, Lage und Form der geotropischen Krümmung ist daher in beiden Fällen verschieden. — Die Länge der wachsenden Region zu der Zeit, wo bereits ausgewachsene Theile vorhanden sind, ist zu einer gewissen Zeit am grössten und nimmt

1) Sachs: Flora 1873, No. 21.

dann, wenn sich der Stengel seiner definitiven Grösse nähert, ab, um endlich auf Null zu sinken. In jener mittleren Zeit sehr beträchtlicher Länge der wachsenden Region fand ich z. B.

| bei | | Länge der wachsenden Region unter der Knospe. | |
|---|---|---|---|
| Fritillaria imperialis | | 7—9 Ctm. | innerhalb eines Internodiums (des Schaftes). |
| Allium Porrum | circa | 40 - | |
| Allium Cepa | | 30 - | |
| A. atropurpureum | | 50 - | |
| Cephalaria procera | | 35 - | (3 Internodien). |
| Polygonum Sieboldi | | 15 - | (4—5 Internodien). |
| Asparagus asper | | 20 - | (viele Internodien). |
| Valeriana Phu. | | 25 - | (4 Internodien). |
| Dipsacus fullonum | | 40 - | (3—4 Internodien). |

Die Messung gleicher (z. B. je 1 oder je 5 Ctm. langer) Stücke zeigt, dass die Partialzuwachse von der Knospe (oder bei basalem Wachsthum von der Basis) aus zunehmen, in bestimmter Entfernung ein Maximum erreichen und noch weiter hin wieder abnehmen, um an der Grenze der wachsenden Region auf Null zu sinken. Verhältnisse, von denen die Form und Veränderung der geotropischen Krümmung wesentlich bedingt wird. In dieser Beziehung verhalten sich vielgliedrige Stengel ohne ausgesprochene Knotenbildung (wie Asparagus) ähnlich wie einzelne lange Internodien (z. B. die Schafte der Alliumarten). Ist dagegen der Stengel scharf gegliedert, so zeigt jedes Internodium seine eigene Curve von Partialzuwachsen, welche dann vom unteren Knoten aus nach oben hin zunehmen, an einer Stelle ein Maximum erreichen und bis zum oberen Knoten wieder abnehmen; die Knotenregion selbst hört frühzeitig auf in die Länge zu wachsen; die Form der geotropischen Krümmung erleidet daher an den Knoten Unterbrechungen, während die rascher wachsenden Mittelstücke der Internodien kräftigere Krümmungen erfahren; abgesehen von diesen Verhältnissen gilt jedoch von einem gegliederten Stengel im Grossen und Ganzen das von einzelnen langen ungegliederten Schaften Gesagte. — Es ist endlich noch darauf hinzuweisen, dass jede Querzone eines wachsenden Stengels erst langsam zu wachsen beginnt, dann rascher wächst, ein Maximum erreicht und wieder langsamer wächst bis zum Aufhören, wodurch ebenfalls die Form der geotropischen Krümmung bestimmt wird.

Theile eines Sprosses, welche aufgehört haben, sich zu verlängern und auch nicht fähig sind, bei veränderter Lage ein neues Wachsthum zu beginnen (vergl. unten über die Grasknoten) krümmen sich aus horizontaler oder schiefer Lage nicht aufwärts. An der Aufwärtskrümmung betheiligen sich dagegen (wie bei der Abwärtskrümmung der Wurzel) alle im Wachsen begriffenen Theile eines horizontal oder schief gelegten Stengels und zwar in mehr oder minder hohem Grade, je nach Maassgabe ihrer Wachsthumsphase, Dicke, Steifheit u. s. w. — Die Krümmung ist Folge einer durch die abnorme Stellung des Sprosses hervorgerufenen Aenderung seines Längenwachsthums, die darin besteht, dass die Verlängerung nach der Unterseite hin eine Beschleunigung, nach der Oberseite hin eine Verlangsamung erfährt im Vergleich mit dem Wachsen im aufrechten Stand. Bei rasch wachsenden Theilen zeigt auch die Oberseite bei der geotropischen Krümmung eine Verlängerung, langsam wachsende ältere Theile dagegen zeigen häufig gar keinen Zuwachs auf der Oberseite, und wenn sie sich stark krümmen, verkürzt sich diese sogar ein wenig, während die Unterseite sich stark verlängert. Diese Vorgänge lassen sich durch directe Messungen vor und nach erfolgter Krümmung an dicken steifen Sprossen ohne Schwierigkeit nachweisen. Dass bei einem gekrümmten Spross die convexe Seite länger sein muss als die concave, versteht sich von selbst; ob aber das Wachsthum der concaven Seite langsamer, das der convexen Seite rascher ist, als es an denselben Gewebestreifen im normal aufrechten Stand sein würde, wird nicht nur durch die eben genannten Ergebnisse directer Messung bewiesen, ich habe dies vielmehr auch schon früher

auf einem anderen Wege gefunden[1], indem ich von gleichartigen Sprossen die einen sofort, andere erst nach fortgesetztem Längenwachsthum in aufrechter und in horizontaler Lage in Gewebestreifen zerlegte, deren Langen gemessen und verglichen wurden; es zeigt sich dabei, dass von je zwei gleichnamigen Gewebestreifen immer der der unteren convexen Seite stärker, der der oberen, concaven Seite schwächer wachst, als die gleichnamigen Gewebestreifen eines aufrechten Sprosses in derselben Zeit. Die Längendifferenz zwischen oberer Rinde und oberem Mark (concave Seite) des aufwärts gekrümmten Sprosses wird dabei vergrössert, die zwischen unterer Rinde und unterem Mark verkleinert, d. h. bei der Aufwärtskrümmung nimmt die Schichtenspannung auf der concaven Oberseite zu, auf der convexen Unterseite ab. Diese Vorgänge mögen durch folgendes Beispiel erlautert werden. Zwölf Stengelstücke von Sida napaea, aus je 6—7 Internodien bestehend, (die Blätter entfernt) wurden sämmtlich 300 Mm. lang oben und unten abgeschnitten; vier Exemplare wurden sofort in Gewebestreifen zerlegt, vier andere horizontal in einem Kasten in feuchten Sand gesteckt, vier in einem Cylinder auf feuchten Sand aufrecht, etwas schief gestellt. Die beiden Tabellen geben die Mittelzahlen aus den Messungen der Gewebestreifen von je vier Stengelstücken.

Längen der Gewebestreifen in Millimetern.

| | Anfangs (aufrecht gewachsen). | nach 20 Stunden. aufwärts gekrümmt. | nach 20 Stunden. schief aufrecht gestanden. |
|---|---|---|---|
| concave Rinde | 298,0 | 310,5 | 318,8 |
| concaves Mark | 308,8 | 337,5 | 341,5 |
| convexes Mark | 308,8 | 342,9 | 342,0 |
| convexe Rinde | 298,0 | 328,2 | 319,6 |

Differenzen der Längen von Mark und Rinde

| | | | |
|---|---|---|---|
| der concaven | 10,8 | 27,0 | 22,7 |
| der convexen Seite | 10,8 | 14,7 | 22,4 |

Zuwachslängen binnen 20 Stunden

| | | |
|---|---|---|
| der concaven Rinde | 12,5 | 20,8 |
| des concaven Markes | 28,7 | 32,7 |
| des convexen Markes | 34,1 | 33,2 |
| der concaven Rinde | 30,2 | 21,6 |

Wird ein Spross, nachdem er einige Zeit ($^1/_2$—2 Stunden) horizontal gelegen hat und die ersten Spuren einer Aufwärtskrümmung eingetreten sind, nun mehr aufgerichtet, oder so umgelegt, dass die Krümmungsebene selbst horizontal gerichtet ist, so steigert sich die Krümmung im Sinne der ursprünglichen Lage, es findet also eine Nachwirkung der eingeleiteten geotropischen Action statt und diese Nachwirkung kann 1—3 Stunden dauern und sehr beträchtliche Krümmungen veranlassen, die im zweiten genannten Fall also in horizontaler Ebene stattfinden, während gleichzeitig eine Hebung des freien Gipfels die unmittelbare Einwirkung des in dieser Lage eintretenden Geotropismus erkennen lässt. — Die Nachwirkung tritt auch dann ein, wenn ein bereits stark aufwärts gekrümmter Spross mit seiner Krümmungsebene horizontal gelegt wird.

Ziehen wir nun die Form der Krümmung eines geotropisch sich aufrichtenden Sprosses etwas näher in Betracht, so ergeben meine Beobachtungen Folgendes:

Die Beobachtung sowohl, wie die theoretische Erwägung zeigt, dass die Krümmung (seltene Ausnahmen abgerechnet) nicht die Form eines Kreisbogens hat und nicht haben kann, dass vielmehr an einer Stelle eine stärkste Krümmung (mit kleinstem Radius) entsteht, von wo aus dieselbe nach hinten und vorn abnimmt (indem die Krümmungsradien wachsen).

1) Sachs: Arbeiten des bot. Instit. Würzburg 1872. II. Heft, p. 194.

Ebenso ergibt sich, dass die Form der Krümmung sich von Beginn des Vorgangs bis zu seiner Beendigung immerfort ändert, das Krümmungsmaximum auf Theile übergeht, die vorher noch gar nicht oder nur wenig gekrümmt waren, während vorher stark gekrümmte Theile später gerade werden.

Zur Erläuterung dieser Angabe dienen folgende Sätze, wobei wir der Einfachheit wegen, mit Ausschluss anderer möglicher Fälle, immer annehmen, dass der horizontal gelegte Spross eingewurzelt oder mit seinem nicht mehr wachsenden Basalstück (welches Wasser aufnimmt) befestigt ist, während der Gipfel sich frei bewegen kann. Zur leichteren Verständigung denken wir uns ferner die ganze wachsende, also an der Aufwärtskrümmung sich betheiligende Region, in drei Abtheilungen gesondert, ein Gipfelstück, ein Mittelstück und ein Basalstück, deren Längen wir als ungefähr gleich annehmen wollen.

Da die Krümmungsform der ganzen gekrümmten Region durch die Krümmungsgrade der einzelnen Querzonen gegeben ist, so kommt es darauf an, zu wissen, wovon die Krümmung einer einzelnen Querzone abhängt; folgende Umstände bestimmen dieselbe:

a) Die Wachsthumsgeschwindigkeit.

b) Die Dicke.

c) Die Ablenkung von der Verticalrichtung.

d) Die Zeitdauer, während welcher eine Querzone sich in einer bestimmten Ablenkung von der Verticalen befindet.

e) Die Nachwirkung.

f) Die Biegungsfestigkeit und Elasticität.

Sind alle anderen Umstände gleich, so ist in gegebener kürzerer Zeit die Krümmung um so stärker, je rascher das Längenwachsthum und je mehr die Ablenkung sich der horizontalen Lage nähert; dagegen wirkt der Geotropismus um so langsamer, je dicker die sich krümmende Region ist. Ferner nimmt die Krümmung zu, d. h. der Krümmungsradius wird kleiner, je länger die sich krümmende Region unter einem bestimmten Winkel von der Verticalen abgelenkt ist, und je längere Zeit diese Ablenkung der horizontalen Lage nahe bleibt. Ausserdem strebt jede Querzone nach dem oben Gesagten sich stärker zu krümmen, als eigentlich ihrer Ablenkung und der Dauer derselben entspricht, d. h. jede Querzone, welche während gewisser Zeit die Einwirkung des Geotropismus erfahren hat, erfährt in Folge der genannten Nachwirkung eine nachträgliche Krümmung, durch welche sie über das Maass derjenigen Krümmung hinausgeführt wird, die sie nach Maassgabe der übrigen Umstände eigentlich erfahren sollte. — Was endlich die Mitwirkung der Biegungsfestigkeit und Elasticität betrifft, so leuchtet ein, dass an einem horizontal gelegten Spross vermöge seiner Biegsamkeit jede Querzone um so mehr eine Abwärtskrümmung, die also der geotropischen Aufrichtung entgegenwirkt, erfahren muss, eine je grössere Last an ihrem Vorderende sie zu tragen hat, je weiter sie also vom freien Gipfel rückwärts liegt; dabei kommt aber in Betracht, dass die Biegsamkeit mit dem Alter sich ändert, und dass sie mit zunehmender Dicke abnimmt.

Wäre daher die wachsende Region eines horizontal gelegten Internodiums oder Stengels überall gleich dick, die Wachsthumsgeschwindigkeit aller Querzonen dieselbe und die Biegsamkeit so gering, dass sie ausser Acht gelassen werden kann (wie bei kurzen und dicken Stengelstücken), so müsste die Krümmung bei ihrem ersten Auftreten die Form eines sehr flachen Kreisbogens haben. Von diesen Bedingungen ist jedoch eine, die gleiche Wachsthumsgeschwindigkeit aller Querzonen, niemals erfüllt und da die Region des raschesten Zuwachses sich auch am raschesten krümmt, so kann auch unter den genannten Bedingungen die Krümmung schon anfangs kein Kreisbogen sein.

Setzen wir nun den gewöhnlichen Fall, der Spross habe Gipfelwachsthum, er sei conisch von der Basis nach dem Gipfel hin verjüngt, so wird nach der Horizontallegung die Krümmung zuerst am Gipfelstück sichtbar, weil dieses am raschesten wächst, am dünnsten ist und von der geringsten Last abwärts gezogen wird; erst später bemerkt man eine flachere Krümmung auch am Mittelstück, noch später eine noch flachere am Basalstück der wach-

senden Region, weil die Wachsthumsgeschwindigkeit nach hinten ab-, die Dicke aber zunimmt und die zu hebende Last für jeden weiter rückwärts liegenden Theil sich mehrt. — In Folge der dauernden Einwirkung der Schwere sowohl als auch in Folge der Nachwirkung nimmt nun die Krümmung rasch zu, aber rascher am Gipfelstück als im Mittelstück.

In Folge dieser Vorgänge wird zuerst das Gipfelstück, dann auch das Mittelstück immer steiler aufgerichtet, die Ablenkung von der Verticalen wird immer geringer, je weiter gipfelwärts liegende Theile des gekrümmten Sprosses man nun betrachtet; eine Tangente am Gipfelstück fällt z. B. mit der Verticalen beinahe zusammen, während eine solche im Mittelpuncte des Mittelstückes etwa um 45$^0$ geneigt ist und die Tangente an der Mitte des Basalstückes vielleicht nur um 5—10$^0$ von der Horizontalen abweicht. Demnach wird jetzt die Gipfelregion von der Einwirkung der Schwere nicht mehr oder nur unmerklich afficirt, während das Mittelstück noch fortfährt sich kräftig zu krümmen, da es noch ziemlich schnell wächst und in ziemlich günstiger Lage für die Krümmung sich befindet; das Basalstück wächst zwar am langsamsten, es befindet sich aber in einer für die Krümmung sehr günstigen Lage. Durch diese am Mittel- und Basalstück immer fortschreitende Krümmung wird nun aber das bereits ganz aufgerichtete Gipfelstück sogar auch rückwärts übergeneigt und dies wird noch durch die geotropische Nachwirkung verstärkt. Diese Form der Krümmung gewinnen dünne und sehr rasch wachsende Stengel in 3—5 Stunden, dickere in 12—15 Stunden, sehr dicke in 24—30 Stunden.

Nach Erreichung dieses Zustandes beginnt nun eine auffallendere Veränderung der Krümmungsform. Während nämlich das aufgerichtete oder gar rückgekrümmte Gipfelstück nun wieder gerade wird, indem es auf seiner concaven Seite stärker wächst, fährt das Basalstück vermöge seiner noch immer fast horizontalen Lage fort, sich langsam aufwärts zu krümmen, wodurch nun auch das Mittelstück neben seiner eigenen activen Krümmung eine passive Aufrichtung erfährt; es kommt so in dieselbe für seinen Geotropismus ungünstige Lage, wie vorher das Gipfelstück; es beginnt wie dieses, sich gerade zu strecken wenigstens in seinem vorderen Theil, und endlich kommt es dahin, dass die ganze vordere Partie der wachsenden Region (Gipfel und Mittelstück) gerade aufwärts steht, während die ausgewachsene Region hinter dem Basalstück noch horizontal liegt; beide sind nun durch das sehr stark gekrümmte Basalstück der wachsenden Region mit einander verbunden.

Es zeigt sich also, dass anfangs die stärkste Krümmung im dünnen rasch wachsenden Gipfelstück, später im langsamer wachsenden und dickeren Mittelstück, zuletzt in dem dicksten und am langsamsten wachsenden Basalstück liegt.

Betrachten wir dagegen einen Schaft von Allium Cepa oder A. Porrum mit basalem Wachsthum, so tritt anfangs nach der Horizontallegung die stärkste Krümmung in der Gegend des stärksten Zuwachses der Basalregion ein; das ausgewachsene Gipfelstück bleibt gerade und wird passiv emporgerichtet. Die Krümmung des Basalstückes erfolgt aber langsam, weil es sehr dick ist und weil es die ganze überhängende Last der vorderen Region zu tragen hat. Das ausgewachsene Gipfelstück kann auch in diesem Fall eine Ueberneigung nach rückwärts erfahren, weil hinter der Region der stärksten Krümmung im Basalstücke andere Querzonen liegen, die sich langsam nachkrümmen und den ganzen vor ihnen liegenden Schaft passiv weiter stossen.

Bringt man einen conisch verjüngten Spross mit Gipfelwachsthum in eine solche Lage, dass der Gipfel abwärts gekehrt und von der Verticalen nur wenig abgelenkt ist, so befinden sich anfangs alle Theile in einer für den Geotropismus sehr ungünstigen Lage, da die Schwere unter sehr spitzem Winkel die Sprossaxe schneidet. Die bis zum ersten Merklichwerden der Krümmung verlaufende Zeit muss daher grösser sein als bei demselben Spross in horizontaler Lage. Doch ist zu beachten, dass, wenn nun die Krümmung fortschreitet, die davon betroffenen Theile zunächst in eine immer günstigere Lage für den Geotropismus kommen, da sie sich mehr und mehr der Horizontale nähern; die Einwirkung der Schwere wird sich also mit zunehmender Krümmung steigern. Endlich kommt das Gipfelstück in horizontale Lage, es beginnt sich aufzurichten, durch die Nachwirkung in ihm selbst und

durch die Krümmung des Mittel- und Basalstückes kann es sogar rückwärts übergeneigt werden; endlich richtet es sich gerade aufwärts; ein mittleres Stück zeigt endlich die stärkste Krümmung, während das Basalstück in diesem Falle nur wenig gekrümmt bleibt, da sein Wachsthum erlischt, bevor es bei seiner ungünstigen Lage zu einer starken Krümmung kommt.

Wachsthum und Krümmung ohne Wasseraufnahme. Stellt man abgeschnittene Sprosse, die aus einem wachsenden und einem ausgewachsenen Stück bestehen, senkrecht (die Gipfel oben) in einen ganz trockenen Glascylinder, der dann verschlossen wird, um allzustarke Verdunstung zu verhüten, so wachsen sie auch ohne Wasseraufnahme noch längere Zeit fort[1], ja sie verlieren dabei einen Theil ihres Wassers durch Verdunstung in dem geschlossenen Raum. Man könnte hier annehmen, dass das zur Verlängerung der wachsenden Region nöthige Wasser aus der sich nicht mehr verlängernden Region entnommen werde. Schneidet man jedoch nur die wachsende Region allein ab, entfernt man auch die Knospe und trägt man einige Marken auf, so überzeugt man sich, dass alle Theile eines solchen Stückes ohne Wasseraufnahme wachsen; allerdings ist die Verlängerung geringer, als sonst, sie ist aber deutlich vorhanden.

Werden abgeschnittene Sprosse, die ausser der wachsenden Region auch ein älteres Stück besitzen, in einem Raum, der sie vor zu starker Verdunstung schützt, horizontal gelegt, so erfolgt in der wachsenden Region eine Krümmung, die mit völliger Aufrichtung des Gipfels endigen kann. In diesem Fall könnte das zum stärkeren Wachsthum der Unterseite nöthige Wasser aus den hintern ausgewachsenen Theilen entnommen sein. Schneidet man jedoch nur ein Stück der wachsenden Region aus dem Spross heraus, oder nur ein einzelnes Internodium, so erfolgt dennoch Aufwärtskrümmung und zwar im ganzen Stück; dabei zeigt sich 1) Gewichtsabnahme der Pflanzentheile durch Wasserverlust in dem nicht ganz mit Dampf gesättigten Raum; 2) eine der Aufwärtskrümmung entsprechende Verlängerung der convexen Unterseite; 3) die concave Oberseite ist sehr wenig oder gar nicht gewachsen, oder was häufiger geschieht, sie ist sogar ein wenig verkürzt.

Krümmung gespaltener Sprosse. Wird die wachsende Region eines Sprosses durch Spaltung symmetrisch halbirt, so dass die Hälften hinten durch ein ausgewachsenes Stück noch vereinigt bleiben, so krümmen sich diese bekanntlich vermöge der Gewebespannung concav auswärts. Werden nun in diesem gekrümmten Zustand die beiden concaven Epidermisseiten sowohl, wie die beiden convexen Schnittflächen des Markes gemessen (vgl. Lehrbuch III. Aufl. p. 707); wird dann endlich der Spross so gelegt, dass die eine Längshälfte ihre Epidermis nach unten, die andere sie nach oben kehrt, während die Schnittflächen des Markes (gerade gedacht) horizontal liegen, so wirkt der Geotropismus auf jede Hälfte gesondert ein: in der oberen Sprosshälfte wird das Wachsthum des unten liegenden Markes beschleunigt, das der oben liegenden Rinde verlangsamt oder diese sogar verkürzt, bei der unteren Sprosshälfte dagegen wird das Wachsthum des oben liegenden Markes verlangsamt, das der unten liegenden Rinde gesteigert. So waren z. B. bei Sylphium connatum die Zuwachse in 23 Stunden:

| | | |
|---|---|---|
| obere Längshälfte | Epidermis oben | — 1,0 Mm. |
| | Markschnittfläche unten | + 10,7 - |
| untere Längshälfte | Markschnittfläche oben | + 7,0 - |
| | Epidermis unten | + 2,0 - |

Ebenso ist es und noch auffallender bei gespaltenen Grasknoten, die für diese Untersuchung bequemer sind, weil sich die Hälften nicht auswärts krümmen.

Wird aus einem nicht hohlen Dicotylen-Spross mit dickem Mark (z. B. Senecio Doria, S. umbrosus) eine Mittellamelle der Länge nach herausgeschnitten, indem man beiderseits das Holz symmetrisch abspaltet, so kann diese Mittellamelle in zweierlei Weise horizontal

1) Es ist jedoch zu beachten, dass manche Sprosse, wie die von Fritillaria imp. in ihrem Wachsthum sehr gestört werden, wenn man ihnen den Gipfel abschneidet, und fast gar nicht mehr wachsen, wenn sie an der Basis abgeschnitten werden; dem entsprechend ist dann auch die Krümmung solcher Sprosse äusserst gering oder Null.

gelegt werden: a) so, dass die Schnittflächen selbst vertical liegen, b) so, dass sie horizontal liegen. In der Lage a) sind die verschiedenen Gewebe der Mittellamelle in verticaler Richtung nach dem Schema:

Rinde
Mark
Rinde

uber einander gelagert; in dieser Lage krümmt sich die Mittellamelle immer aufwärts. In der Lage b) dagegen liegen die Gewebeformen verschiedener Art horizontal neben einander nach dem Schema:

Rinde Mark Rinde,

die Oberseite sowohl, wie die Unterseite der Lamelle wird der Hauptsache nach von den Schnittflächen des Markes eingenommen. In dieser Lage findet nicht selten keine geotropische Aufrichtung statt, doch wird die Beobachtung hier durch ungünstige Nebenumstände sehr erschwert.

Wird aus der wachsenden Region eines nicht hohlen Sprosses ein Markprisma so herausgeschnitten, dass keinerlei fremdartige Gewebselemente daran haften und dieses durch 5—10 Minuten langes Liegen in Wasser steif und turgescent gemacht, dann aber in feuchter Luft oder in Wasser horizontal gelegt (das eine Ende befestigt, das andere frei), so tritt keine Aufwärtskrümmung ein.

2) Aufwärtskrümmmung der Grasknoten. Bei den unter 1) betrachteten Stengeln ist die ganze wachsende Region von sehr beträchtlicher Länge geotropisch, der Krümmungsbogen daher weit geöffnet und von ebenso beträchtlicher Länge; jeder im aufrechten Stand ausgewachsene Stengeltheil wird krümmungsunfähig; bei den Grashalmen dagegen concentrirt sich die Krümmungsfähigkeit, mit besonderer Energie auf die sogen. Knoten, während die langen Internodien grade bleiben; ein Halm mit mehreren Knoten horizontal gelegt, zeigt daher nach einiger Zeit mehrere knieförmige, jähe Krümmungen an den Knoten, zwischen denen die graden Internodien liegen; wird das älteste in der horizontalen Lage festgehalten, so erscheint das 3. oder 4. Internodium nach 1—3 Tagen senkrecht aufgerichtet; auf diesem Vorgang beruht die Aufrichtung des sogen. »gelagerten« Getreides. — Eine besondere Eigenthümlichkeit der Grasknoten liegt darin, dass sie im normalen aufrechten Stand zwar aufhören sich zu verlängern, aber doch die Fähigkeit, sich aufzurichten, d. h. auf der Unterseite bei horizontaler Lage stark zu wachsen, noch lange Zeit behalten; durch die abnorme Lage eines Grashalms wird nicht nur das Wachsthum der Knotenstücke geändert, sondern es wird erst wieder neu hervorgerufen, nachdem es bereits erloschen war, und in dieser Beziehung verhalten sich die Bewegungsorgane der periodisch beweglichen Blätter, z. B. von Phaseolus ganz ähnlich. — Diese krümmungsfähigen Grasknoten sind bekanntlich die Basalstücke der Blattscheiden, welche in Form eines mehr oder minder hohen Ringwulstes von beträchtlicher Dicke, aber zarter, jugendlicher Structur, die Internodiumbasis umfassen. Meine Beobachtungen wurden mit Triticum, Dactylis, Glyceria spectabilis, Andropogon niger und Zea Mais gemacht, deren Knoten gross genug sind, um hinreichend genaue Messungen zu erlauben. Es wurden Halmstücke so abgeschnitten, dass jedes Stück in der Mitte einen Knoten besass, unterhalb und oberhalb blieb ein Internodium damit in Verbindung und die untere Schnittfläche wurde seitwärts in einen Wall feuchten Sandes so eingesteckt, dass das Ganze horizontal in dem feuchten Raum eines verschliessbaren Metallkastens schwebte. Je nach der Dicke des Knotens findet man nun nach 2, 3, 4 Tagen das freie Internodium aufgerichtet, zuweilen senkrecht, meist schief; man erkennt sofort, dass die Unterseite sich sehr stark verlängert hat. Dreht man das Halmstück so, dass die convexe Knotenseite oben zu liegen kommt, so wächst nun auch die vorher concav gewordene Seite sehr stark, der Knoten wird grade und erscheint nun allseitig stark verlängert. — Die convexe Unterseite eines stark gekrümmten Knotens erscheint glatt, durchscheinend, glänzend, die concave Oberseite dunkel, opak, rauh von kleinen Querfältchen, welche Epidermis und Parenchym dieser Seite bilden; oft erkennt man ausserdem

eine tiefe Einknickung, es sieht so aus, als ob man den Knoten künstlich bis zur Knickung gebogen hätte. Diese Veränderungen rühren daher, dass mit dem sehr starken Wachsthum der Unterseite eine beträchtliche Verkürzung der Oberseite verbunden ist, wie folgende Messungen an Maisknoten zeigen, deren Dicke in Richtung der Krümmungsebene 10—12 Mm. betrug.

Länge des Knotens

| | vor | nach der Krümmung[1]. |
|---|---|---|
| No. I. | | |
| Oberseite | 4,3 Mm. | 2,5 Mm. |
| Unterseite | 4,1 - | 9,0 - |
| No. II. | | |
| Oberseite | 4,0 Mm. | 3,0 Mm. |
| Unterseite | 3,0 - | 11,0 - |
| No. III. | | |
| Oberseite | 5,0 Mm. | 4,5 Mm. |
| Unterseite | 5,0 - | 12,5 - |

Mediane Längsschnitte durch die gekrümmten Knoten zeigen, dass die Zellen der Epidermis und des inneren Gewebes auf der Unterseite entsprechend verlängert, aber nicht getheilt sind, während die der Oberseite nicht gewachsen, aber bei der Krümmung des Ganzen so gedrückt sind, dass die erwähnten Faltungen des Gewebes zu Stande kommen.

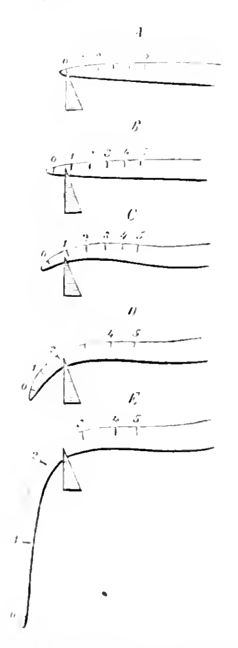


Fig. 484. Das wachsende und sich krümmende Ende einer Keimwurzel von Vicia Faba hinter einer dünnen Glimmerwand in lockerer Erde horizontal gelegt. Die Wurzel war vom Vegetationspunct aus in 5 Theile, à 2 Mm. lang markirt; dem Theilstrich 0 entsprechend, war auf der Glimmerwand ein dreieckiger Index von Papier aufgeklebt, an welchem man die Verschiebung der Theilstriche beobachten konnte; *A* anfänglich, *B* nach einer Stunde, *C* nach zwei Stunden, *D* nach sieben, *E* nach dreiundzwanzig Stunden.

3) Die Abwärtskrümmung der Hauptwurzeln von Keimpflanzen[2] studirte ich vorwiegend an einer sehr grosssamigen Varietät von Vicia Faba, an Erbsen, Eicheln und Rosskastanien, indem ich dieselben entweder in feuchter Luft, oder in Wasser oder in feuchter Erde horizontal legte; im letzteren Fall wurden die Keimpflanzen in Kästen mit schief übergeneigten Glas- oder Glimmerwänden beobachtet, hinter denen die Wurzeln während ihres Wachsthums und ihrer Krümmung sichtbar blieben.

Auch für die Wurzeln gilt der Satz, dass nur die im Längenwachsthum begriffenen Theile krümmungsfähig sind; früheren Meinungen gegenüber zeigte ich, dass es nicht blos eine Stelle der wachsenden Region, sondern die ganze im Wachsen begriffene Strecke ist, welche ebenso wie bei den Stengeln der geotropischen Wirkung unterliegt (Fig. 484). Da die ganze wachsende Region, wie schon § 17, p. 792 zeigt, nur circa 8—10 Mm. lang, bei manchen Wurzeln noch kürzer ist, und die Krümmung nur an den mittleren Querzonen derselben eine beträchtliche werden kann, so erscheint sie, zumal nach längerer Zeit, als eine jähe scharfe Krümmung von sehr geringem Radius, was für das Eindringen der Wurzeln in einen festen Boden auch mechanisch sehr vortheilhaft ist. Da für die Wurzelkrümmung in der Hauptsache dieselben Erwägungen gelten, welche bei den Stengeln oben gemacht wurden, so erscheint die Krümmung nur anfangs als ein sehr flacher Kreisbogen, der aber gewiss nur scheinbar ein solcher ist; da in Folge der Krümmung selbst die Spitze der Wurzel abwärts gerichtet wird, so

1) Die Krümmung war in 6 Tagen erfolgt.

2) Sachs: Arbeiten des bot. Instit. Würzburg 1873. III. Heft.

werden die jüngeren Querzonen in eine für den Geotropismus ungünstige Lage gebracht, während die ältesten wachsenden Querzonen bald zu wachsen aufhören und sich deshalb nicht stark krümmen können; die stärkste Krümmung erfahren daher die Zonen mittlerer Wachsthumsphasen, welche mit raschem und länger dauerndem Wachsthum auch den günstigen Umstand verbinden, dass sie vermöge ihrer Krümmung nicht sofort in eine für den Geotropismus ungünstige Lage kommen, wie dies bei den jüngsten Querzonen der Fall ist. Ausführliche Darlegungen dieser Verhältnisse, welche die Form der Krümmung horizontal oder schief gelegter oder aufgerichteter Wurzeln bedingen, findet man in meiner eben citirten Abhandlung.

Viel schwieriger als bei den Stengeln und Grasknoten ist bei den Wurzeln die Messung des Wachsthums der Ober- und Unterseite. Ich fand, dass das Wachsthum der Oberseite ebenso kräftig oder noch kräftiger ist, als wenn die Wurzel ihre normale Lage und gerade Form hätte; die Unterseite ist in ihrem Wachsthum dagegen immer erheblich beeinträchtigt und es scheint nach Ciesielsky's Angaben, dass zuweilen, ähnlich wie bei den Grasknoten, eine mit Faltenbildung verbundene Compression der concaven Unterseite stattfindet. Bei der geotropischen Krümmung der Wurzel wachsen gewöhnlich alle Zellen innerhalb des sich krümmenden Stückes, aber um so langsamer, je näher sie der concav werdenden Unterseite liegen; von der convexen Seite ausgehend, wo die Zellen vollkommen ausgebildet und sehr saftreich sind, findet man bis zur concaven, wo sie jungen, unausgebildeten protoplasmareichen Zellen gleichen, alle Uebergänge; indem die Ausbildung der Zellen der Unterseite sehr erheblich beeinträchtigt wird, können die der Oberseite eine mehr oder minder beträchtliche Ueberverlängerung erfahren. Einige noch zu vervollständigende Beobachtungen weisen darauf hin, dass die Retardation des Längenwachsthums auf der Unterseite mit einer Steigerung, die Beschleunigung mit einer Beeinträchtigung des Wachsthums in radialer Richtung verbunden ist.

Werden dicke Keimwurzeln der Länge nach gespalten und ähnlich, wie bei den Stengeln angegeben wurde, behandelt, so treten im Allgemeinen ähnliche (in der Richtung natürlich entgegengesetzte) Wirkungen ein, welche zeigen, dass der Geotropismus nicht nur der ganzen Wurzel, sondern auch einzelnen Theilen derselben innewohnt; doch ist die Beobachtung hier mit sehr erheblichen Schwierigkeiten verbunden. Eine Nachwirkung der erst begonnenen geotropischen Action, die wir bei den Stengeln in so auffallender Weise fanden, wird für die Wurzeln auch von Ciesielski und Frank angegeben; mir ist es bisher nicht gelungen, sie zu beobachten, doch will ich die Thatsache deshalb nicht in Abrede stellen, da andere Methoden vielleicht bessere Resultate geben werden.

4) Als Hauptergebniss meiner bisherigen Untersuchungen betrachte ich zunächst das, dass die Vorgänge bei der geotropischen Aufwärtskrümmung wesentlich dieselben, aber in entgegengesetzter Richtung auftretenden sind, wie bei der geotropischen Abwärtskrümmung, dass demnach die mechanische Erklärung der einen nothwendig auch die der anderen in sich schliessen muss. Damit ist zugleich die Unrichtigkeit der älteren Erklärungen von Knight und Hofmeister constatirt.

Knight, der Entdecker der Thatsache, dass es die Schwerkraft ist, welche die geotropischen Krümmungen veranlasst, dachte sich die Aufwärtskrummung des Stengels dadurch verursacht, dass die Nahrungsstoffe sich auf der Unterseite stärker ansammeln und ein kraftigeres Wachsthum bedingen; Hofmeister, der die Beziehungen der Gewebespannung zu den verschiedenen Krümmungen von Pflanzentheilen in den Vordergrund stellte, lasst die Wirkung der Schwere bei der Aufwärtskrümmung zunächst in einer Steigerung der Dehnbarkeit der passiv gedehnten Gewebe auf der Unterseite sich geltend machen. Ich hob dagegen hervor, dass das Wachsthum der Unterseite horizontal gelegter, der Aufwärtskrümmung fähiger Organe, beschleunigt, das der Oberseite verlangsamt wird; ob dies nun durch eine entsprechende Vertheilung der Nährstoffe, oder durch Aenderung der Dehnbarkeit der passiven Schichten oder sonst wie vermittelt wird, liess ich einstweilen dahingestellt.

Die Abwärtskrümmung der Keimwurzeln erklärte Knight in ziemlich unklarer Weise

aus der Weichheit und Biegsamkeit der wachsenden Spitze, eine Ansicht, die in schärferer und mehr durchdachter Form von Hofmeister adoptirt und auch von mir längere Zeit gebilligt wurde. Man nahm dabei an, das Gewebe der wachsenden Wurzeln sei einem zähen Teig vergleichbar, der unter dem Zug seines eigenen Gewichts am freien nicht unterstützten Ende sich abwärts zu krümmen suche; ich dachte mir die Sache so, dass durch das Uebergewicht der freien Spitze eine Zerrung auf die wachsenden Zellhäute der krümmungsfähigen Stelle der Oberseite geübt wurde, durch welche das Wachsthum, die Einlagerung auf dieser Seite beschleunigt werde, während das Entgegengesetzte auf der Unterseite eintreten müsse, und ich glaube, dass Hofmeister sich den Vorgang ähnlich vorstellte. Frank traf daher den Nagel nicht auf den Kopf, als er geltend machte und betonte, dass die Abwärtskrümmung der Wurzelspitze auf »Wachsthum« und zwar auf relativ stärkerem der Oberseite beruhe; das glaubten wir ja auch. Es kam vielmehr darauf an, zu sagen, warum das Wachsthum auf der Oberseite stärker als auf der Unterseite einer horizontal gelegten Wurzelspitze sei. Recht hat dagegen Frank zu betonen, dass die Knight-Hofmeister'sche Theorie unhaltbar sei, weil, wie schon Johnson gezeigt, die Wurzelspitze auch dann sich abwärts wendet, wenn ihr eigenes Gewicht durch ein gleiches oder grösseres contrebalancirt wird, und weil dem entsprechend die Wurzelspitze auch auf einer horizontalen festen Unterlage oder auf einer Quecksilberfläche[1] ruhend diejenigen Wachsthumserscheinungen zeigt, durch welche die Spitze nach unten gerichtet wird. Frank's und später Müller's Darlegungen waren jedoch in den entscheidenden Puncten unzulänglich.

§ 22. Ungleichseitiges Längenwachsthum[2]. Unsere Betrachtungen bezogen sich bisher fast ausschliesslich auf das Wachsthum solcher Organe, welche wie die aufrechten Stämme und die abwärts wachsenden Wurzeln allseitig gleichartig gebaut, im Sinne unserer früheren Definition I. Buch § 27 multilateral oder polysymmetrisch sind. Derartige Organe bieten der Darstellung des Wachsthums den einfachsten Fall dar, insofern alle Seiten gleiche Wachsthumsverhältnisse zeigen; sie bilden aber die sehr untergeordnete Minderzahl, da nicht nur viele Hauptstämme, wie die der Lebermoose, Rhizocarpeen und Selaginellen, sondern auch die allermeisten Seitensprosse aufrechter Stämme und alle Blätter entschieden bilateral organisirt sind, d. h. auf der einen Seite ihrer Wachsthumsaxe andere Eigenschaften als auf der Gegenseite besitzen. Mit dieser bilateralen Organisation ist auch gewöhnlich eine Verschiedenheit des Längenwachsthums der beiden ungleichen Seiten verbunden, wodurch Krümmungen und durch diese Bewegungen der freien Spitze erzeugt werden; auch müssen die beiden ungleichen Seiten bilateraler Organe auf äussere Einflüsse, die das Längenwachsthum verändern, wie auf Licht, Schwere und Druck verschieden reagiren. Wir lassen hier die Frage ungelöst, durch welche Ursachen in jedem einzelnen Fall die Bilateralität hervorgerufen wird; nur nebenbei mag darauf hingewiesen werden, dass die Bilateralität seitlicher Organe, wie schon im § 27 [I. Buch] gezeigt wurde, wahrscheinlich immer durch innere Ursachen hervorgerufen wird, von der Einwirkung äusserer Ursachen unabhängig ist. Im Allgemeinen geht dieses schon daraus hervor, dass die Medianebene bilateraler Seitenorgane immer eine ganz bestimmte geometrische Beziehung zum erzeugenden Axengebilde erkennen lässt, dass ferner

[1] Vergl. Fig. 477 und die Arbeiten des bot. Instit. Würzburg, III. Heft, p. 448 ff.

[2] Frank: die natürl. wagerechte Richtung von Pflanzentheilen u. s. w. (Leipzig 1870). Widerlegt wurden die dort ausgesprochenen Ansichten von Hugo de Vries im zweiten Heft der Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg 1871, p. 223 ff. und in Flora 1873 No. 20. Man vergl. auch Hofmeister Allgemeine Morphologie der Gewächse Leipzig 1868, § 23, 24.

auch im Finstern und bei langsamer Rotation um eine horizontale Axe, wo die Einwirkung der Schwere nicht zur Geltung kommt, die Bilateralität und ihre Beziehung zum erzeugenden Organ dieselbe bleibt.

Bevor wir jedoch zur Betrachtung des Längenwachsthums bilateraler Organe übergehen, muss hervorgehoben werden, dass auch bei den multilateralen aufrechten Stengeln und senkrecht abwärts wachsenden Wurzeln das Wachsthum nicht immer auf allen Seiten der Längsaxe gleich schnell und gleichartig fortschreitet; es ist vielmehr eine gewöhnliche Erscheinung, dass bald die eine bald die andere Seite der im Wachsen begriffenen Stelle des Organs sich rascher als die anderen Seiten verlängert, dass somit Krümmungen entstehen, deren Convexität jedesmal die soeben rascher wachsende Seite bezeichnet; wächst dann eine andere Seite rascher, so wird diese convex, die Richtung der Krümmung eine andere. Derartige durch ungleiches Längenwachsthum verschiedener Seiten eines Organs bewirkte Krümmungen sollen ganz allgemein als N u t a t i o n e n, und wenn sie aus inneren Ursachen ohne äussere Veranlassung erfolgen, als spontane Nutationen bezeichnet werden. Sie pflegen besonders bei sehr beschleunigtem Längenwachsthume, also bei lang gestreckten Organen, bei hoher Temperatur und im Finstern oder bei geringer Beleuchtung deutlich hervorzutreten.

Sind es zwei einander gegenüberliegende Seiten des Organs, welche abwechselnd rascher und langsamer sich verlängern, so werden hin- und hergehende Krümmungen entstehen, das Organ wird z. B. zu einer Zeit nach links gekrümmt sein, sich dann gerade aufrichten, um sich dann nach der rechten Seite hinüber zu krümmen, wie es z. B. die langen Blüthenschäfte von Allium Porrum thun, die sich endlich bei beendigtem Wachsthum gerade aufrichten. Viel häufiger ist, dass aufwärts wachsende Stengel ihren am gekrümmten, wachsenden Theil überhängenden Gipfel im Kreis oder in einer Ellipse herumführen, indem das stärkere Längenwachsthum nach und nach die Wachsthumsaxe gewissermaassen umläuft; ist es z. B. zu einer Zeit die Nordseite, welche am raschesten wächst, so geschieht dies später auf der West-, dann auf der Süd-, endlich auf der Ostseite, um dann wieder auf die Nordseite überzugehen, oder in umgekehrter Reihenfolge. Man kann diese Art von Nutation als die r o t i r e n d e, oder auch als r e v o l u t i v e B e w e g u n g bezeichnen. Da der Gipfel vermöge der Verlängerung der ihn tragenden Theile während der Nutation immer höher steigt, so beschreibt er seine revolutive Bewegung nicht in einer Ebene, sondern aufsteigend in einer Schraubenlinie. Diese Form der Nutation findet sich bei vielen Blüthenstengeln vor der Entfaltung der Blüthen, z. B. bei denen von Brassica Napus, wo die Bewegung mit dem Aufhören der Verlängerung erlischt und der Stamm endlich gerade aufrecht stehen bleibt; ganz allgemein ist die revolutive Nutation bei den schlingenden Stengeln und bei fast allen aufrechten Stengeln, welche Ranken tragen; aber auch die bilateralen Ranken selbst machen zu der Zeit, wo sie im Stande sind eine Stütze zu ergreifen, revolutive Bewegungen.

Bei den bilateralen Seitenorganen pflegt die Nutation nicht oder nur in untergeordneter Weise (Ranken) als revolutive Bewegung aufzutreten; vielmehr wächst gewöhnlich zuerst die Aussen- oder Rückseite stärker, so dass das Organ dem erzeugenden Axengebilde concav zugekrümmt ist, worauf die Innenseite stärker zu wachsen beginnt, so dass das Organ sich gerade streckt oder selbst auf der Rückseite concav wird. So ist es bei allen kräftiger entwickelten Laubblättern,

sehr auffallend bei denen der Farne, die anfangs nach der Axe hin eingerollt sind, sich dann aufrollen, oft nach rückwärts überneigen, um dann endlich gerade zu werden. Ebenso verhalten sich die Ranken der Cucurbitaceen, die Anfangs ebenfalls nach innen eingerollt, dann gerade sind, sich aber endlich rückwärts zusammenrollen: andere Ranken sind anfangs gerade oder nach innen nur wenig concav, wie Blätter in der Knospenlage, rollen sich aber später oft ebenfalls rückwärts zusammen. Sehr häufig und leicht zu beobachten sind Nutationsbewegungen bei Staubgefässen mit langen Filamenten, sowie bei langen Griffeln, jene z. B. bei Tropaeolum majus, Dictamnus Fraxinella Fig. 485), Parnassia palustris u. a., diese bei Nigella sativa u. s. w. Sie treten hier zur Zeit der Geschlechtsreife auf und dienen dazu, den Narben und Antheren diejenigen Stellungen zu geben, welche zur Uebertragung des Pollens durch Insecten von einer Blüthe auf die andere geeignet sind [vergl. unten über Sexualität]. Die meisten Seitensprosse verhalten sich den gewöhnlichen Blättern ähnlich, indem sie Anfangs auf der Aussenseite nur so stark wachsen, dass sie der Hauptaxe in der Knospenlage angedrückt sind, später aber auf der Innenseite, um sich gerade zu strecken und unter einem grösseren Winkel vom Muttersspross abzustehen.



Fig. 485. Nutation der Staubfäden von Dictamnus Fraxinella: die mit noch nicht geöffneten Antheren sind abwärts, die mit geöffneten aufwärts gekrümmt.

Diese Nutationsbewegungen bilateraler Seitenorgane finden meist in einer Ebene statt, welche mit ihrer Medianebene zusammenfällt. So lange das Organ auf der Rückseite stärker wächst, kann es nach der von de Vries eingeführten Nomenclatur als hyponastisch, später, wo es auf der Innenseite (späteren Oberseite) sich kräftiger verlängert, als epinastisch bezeichnet werden. Da in späteren Entwickelungsstadien eines Organs das Wachsthum an gewissen Stellen erlischt, von diesen ausgehend aber verschiedene Wachsthumszustände vorhanden sind, bis endlich das Wachsthum überall aufhört, so leuchtet ein, dass sich an demselben Organe neben ausgewachsenen, nicht mehr nutirenden Stellen, solche mit hyponastischem, andere mit epinastischem Wachsthum finden können, bis endlich die Nutation mit dem Wachsthum ganz erlischt (z. B. Farnblätter).

Zu den bilateralen Gebilden mit Nutation in einer Ebene gehören merkwürdigerweise auch die Keimpflanzen der Dicotylen, obwohl ihr Stamm und ihre Hauptwurzel später multilateral wird und vertical wächst. Die Dicotylenkeime bringen ihren aufrecht wachsenden Stengel mit hängender oder nickender Knospe über die Erde; diese meist sehr scharfe Krümmung ist bei der Keimung auch dann vorhanden, wenn sie ausser der Erde und wenn sie in einem um eine horizontale Axe langsam rotirenden Recipienten erfolgt; sie ist unabhängig vom Licht und der Gravitation, eine reine Nutationskrümmung. Die älteren aus der Krümmung hervortretenden Querscheiben des Stengels aber werden gerade; in dem Maass, wie der

Keimstengel sich verlängert, verlängert sich der gerade Theil, der oben die nickende Knospe trägt. Erfolgt die Keimung bei schwachem Licht oder noch besser im langsam rotirenden Recipienten, so tritt an dem älteren Keimstengel auf der Seite, die Anfangs concav war, ein stärkeres Längenwachsthum ein, wodurch er auf dieser Seite convex wird; der ältere und jüngere Theil des Keimstengels bilden daher zusammen ein S (so bei Phaseolus, Vicia Faba, Polygonum Fagopyrum, Cruciferen). Aber auch die Hauptwurzel der Dicotylenkeime bekundet eine Neigung zur Bilateralität, insofern sie, bei langsamer Rotation um eine horizontale Axe sich entwickelnd, selten gerade fortwächst, sondern sich nach hinten oder vorn concav krümmt, zuweilen sogar sich einrollt. Diese und andere Nutationen kommen bei Entwickelung unter normalen Verhältnissen nicht deutlich zur Anschauung, weil das Wachsthum des Keimstengels durch das Licht verlangsamt, die Krümmungen des Stengels wie der Wurzel durch den Geotropismus verhindert werden.

Die Kenntniss der verschiedenen Wachsthumsfähigkeit bilateraler Organe auf ihrer Hinter- und Vorderseite ist die Basis für das Verständniss der Thatsache, dass die Blätter, Seitensprosse, manche Nebenwurzeln, obgleich sie heliotropisch und geotropisch sind, doch bestimmte Lagen gegen den Horizont annehmen, ohne aber senkrecht aufwärts oder abwärts zu wachsen. Wenn multilaterale Hauptstengel und Hauptwurzeln vertical wachsen, so liegt die Ursache wesentlich darin, dass ihr Längenwachsthum allerseits von der Wachsthumsaxe gleichartig ist: die verschiedenen Seiten des Organs halten einander das Gleichgewicht. Jede Ablenkung von der verticalen Stellung nach rechts, links, hinten oder vorn wird durch den Geotropismus ausgeglichen, der wachsende Theil krümmt sich so lange, bis der freie Gipfel senkrecht steht, in welcher Stellung die Gravitationswirkung wieder allseitig die gleiche ist. Ebenso wirkt bei solchen Organen das Licht auf jeder Seite gleich stark; wird daher die eine Seite von stärkerem Licht getroffen, so erfolgt die entsprechende heliotropische Krümmung, die endlich den freien beweglichen Theil in eine Lage bringt, wo alle Seiten desselben wieder gleich stark beleuchtet sind, also auch gleichmässig, ohne fernere Krümmung wachsen. Nicht so ist es bei den bilateralen Organen, deren Vorder- und Hinterseite an sich schon verschiedene Wachsthumsfähigkeit besitzen, die daher ihre stärker wachsende Seite convex zu krümmen suchen; ist nun die Epinastie oder die Hyponastie sehr stark, so wird die dadurch bewirkte Krümmung auch trotz der entgegengesetzten Einwirkung von Schwere und Licht eintreten, auch wenn die betreffenden Organe wirklich geotropisch und heliotropisch sind. Horizontal oder schief gegen den Horizont wachsende dürfen also nicht ohne Weiteres als solche betrachtet werden, die den Geotropismus und Heliotropismus entbehren, noch weniger ist nöthig, bei ihnen besondere und ganz abweichende Beziehungen zu Licht und Schwere vorauszusetzen; es genügt vielmehr, wie Hugo de Vries ausführlich gezeigt hat, dass Licht und Schwere in gewöhnlicher Weise auf das Wachsthum bilateraler Organe einwirken, um ihre Wachsthumsrichtungen begreiflich zu finden, wenn man nur beachtet, dass ihr Heliotropismus und Geotropismus sich mit der Epinastie oder Hyponastie combiniren, und so Stellungen der Organe bewirken müssen, welche als Resultirende dieser verschiedenen Kräfte zu betrachten sind; ausserdem kommt aber auch noch das Gewicht der überhängenden Theile in Betracht, welches immer dahin strebt, dem seitwärts gerichteten Organe eine mehr horizontale oder selbst abwärts gehende Richtung zu geben, was in desto höherem Grade geschehen muss,

je geringer die Biegungselasticität desselben ist. Wenn grosse Laubblätter schiefe oder horizontale Lagen annehmen, so geschieht dies, weil sie während der Entfaltung, vermöge ihrer Epinastie, sich rückwärts concav zu krümmen suchen, während ihr positiver Heliotropismus sie nach vorn concav zu krümmen sucht; die Resultirende ist demnach eine mehr oder minder flache Ausbreitung des Blattes, deren Lage davon abhängt, wie gross das Gewicht der Lamina im Verhältnisse zur Biegsamkeit des Stiels und der Mittelrippe ist. Aehnlich verhalten sich die horizontalen oder schiefen Seitensprosse, bei denen jedoch der grösseren Masse überhängender Theile oft durch Hyponastie der Axe entgegengearbeitet wird (Prunus avium, Ulmus campestris, Corylus Avellana, Picea nigra). Ist während des Längenwachsthums die aus den genannten Kräften resultirende Lage gewonnen, so wird sie bald dadurch stabil, dass die ausgewachsenen Theile verholzen, steif und fest werden und so im Stande sind, die Last überhängender Theile in der einmal erreichten Lage zu halten.

Werden in Entfaltung begriffene, oder doch noch wachsende Blätter durch Umkehrung oder Drehung der Sprosse in solche Lagen gebracht, dass ihre Unterseite aufwärts oder dem Lichte zugekehrt ist, so erfolgen sehr kräftige Krümmungen, häufig mit Torsionen (s. unten) verbunden, durch welche endlich die Lamina ihre normale Lage mehr oder minder vollständig wieder gewinnt, es entsteht der Eindruck, als ob die Unterseite für den Lichteinfluss, die Oberseite für den der Schwere weit empfindlicher wäre als die Gegenseite: allein diese Annahme ist überflüssig, wenn man beobachtet, dass in diesem Falle die Epinastie mit dem Heliotropismus und Geotropismus gleichsinnig wirkt, und so viel stärkere Krümmungen entstehen müssen, als bei normaler Lage, wo die Epinastie dem Geotropismus und Heliotropismus entgegenwirkt.

Das oben Gesagte stützt sich auf die citirten Untersuchungen von H. de Vries, denen ich noch Folgendes entlehne:

a) Blätter. Isolirt man eine kräftig entwickelte Mittelrippe aus einem noch stark wachsenden Blatt, so biegt sie sich mit der Hinterseite concav, woraus hervorgeht, dass zwischen ihr und dem Mesophyll eine Spannung besteht. De Vries fand dieses Verhalten bei nahezu 200 Arten, mit nur wenigen Ausnahmen. Die genannte Krümmung ist nicht in jedem Alter gleich stark: bei eben aus dem Knospenzustand hervortretenden Blättern ist sie gar nicht vorhanden, nimmt dann mit dem Alter zu, erreicht ihr Maximum, wenn das Blatt nahezu ausgewachsen ist, nimmt dann wieder ab, um in dem ganz ausgewachsenen Blatte wieder zu verschwinden. Während die Tendenz zur Rückwärtskrümmung anfangs in der ganzen Länge der Mittelrippe vorhanden ist, verschwindet sie nach Erreichung des Maximums zuerst an der Basis, rückt immer weiter gegen die Spitze, und dabei wird die krümmungsfähige Stelle immer kleiner. Werden nun isolirte Mittelrippen von Blättern im letzten Wachsthumsstadium in einem feuchten, dunklen Raum senkrecht aufgestellt (z. B. in feuchten Sand, innerhalb eines geräumigen geschlossenen Zinkkastens), so wachsen sie noch einige Zeit fort, und da das Wachsthum auf der Innenseite (Vorder- oder Oberseite) stärker ist, krümmen sie sich auf der Hinterseite (Unterseite) concav, eine Krümmung, die jedoch durch den Geotropismus zum Theil aufgehoben wird. Steckt man isolirte Blattrippen horizontal schwebend in feuchten Sand, so dass die Medianebene horizontal liegt, so tritt die epinastische Krümmung in horizontaler Richtung ungehindert hervor; zugleich aber erfolgt eine geotropische Krümmung in verticaler Ebene, so dass beiderlei Krümmungen sich zu einer schief aufsteigenden combiniren. — Steckt man dagegen je zwei gleichartige, isolirte Mittelrippen horizontal so in feuchten Sand, dass bei der einen die Hinterseite unten (normal), bei der anderen oben (invers) liegt, so wirkt bei jener der Geotropismus der Epi-

nastie entgegen, bei dieser dagegen wirken beide zusammen; der Erfolg ist daher, dass bei jener die epinastische Rückwärtskrümmung geringer oder ganz aufgehoben wird, bei der invers gelegten dagegen erfolgt eine kräftige Aufwärtskrummung, indem der Geotropismus durch die Epinastie unterstützt wird.

Ganz ähnliche Erscheinungen lassen sich durch Combination der Epinastie mit dem Heliotropismus hervorrufen, wenn man die isolirten Mittelrippen vertical in feuchten Sand steckt in einem geschlossenen Kasten, der von einer Seite durch eine Glasscheibe erleuchtet wird. Zuweilen ist Heliotropismus nicht zu bemerken, gewohnlich aber ist er vorhanden und dann immer positiv, aber in allen beobachteten Fällen so schwach, dass er die Epinastie nicht überwindet. Wie aus dem Eingangs Gesagten hervorgeht, müssen alle diese Bewegungen der Mittelrippen geringer ausfallen, wenn sie noch mit dem Mesophyll verbunden sind. Wie die Mittelrippen verhalten sich aber im Allgemeinen die Blattstiele, die ihre Bewegungen in Folge der Epinastie, des Geotropismus und Heliotropismus ungehindert ausführen können.

b) Bilaterale Seitensprosse, wie Inflorescenzzweige, horizontale oder aufsteigende Laubsprosse und Ausläufer (Stolonen), wurden genau demselben Verfahren unterworfen. Es zeigte sich dabei, dass die Inflorescenzzweige von Isatis tinctoria, Archangelica officinalis, Crambe cordifolia und alle anderen untersuchten, ferner die horizontalen Aeste von Pyrus malus, Asperugo procumbens u. a., ebenso die Ausläufer von Fragaria, Potentilla reptans, Ajuga reptans u. a. epinastisch sind; horizontal in feuchten Sand gesteckt, krümmten sie sich sämmtlich aufwärts, sowohl diejenigen, deren natürliche Unterseite (Hinterseite) unten, als auch die, deren Hinterseite oben lag, die letzteren aber kräftiger, weil bei ihnen der Geotropismus durch die Epinastie unterstützt wurde. Bei einigen krümmte sich der entblätterte normal hingelegte Ast nicht aufwärts, wohl aber der mit der natürlichen Oberseite nach unten gelegte, ein Beweis, dass hier dem Geotropismus durch die Epinastie das Gleichgewicht gehalten wurde (Tilia, Philadelphus). — Dagegen zeigten sich die horizontalen Aeste von Prunus avium, Ulmus campestris, Corylus Avellana u. a. hyponastisch, sie krümmten sich aus horizontaler Lage, mit der natürlichen Oberseite nach oben gelegt, aufwärts, die mit der natürlichen Oberseite abwärts gelegten aber krümmten sich abwärts, weil die Hyponastie stärker war als der Geotropismus. — Aehnliche Versuche, wie mit den Blattstielen bezüglich des Heliotropismus angestellt, ergaben, dass in vielen Fällen kein solcher bemerklich war, dass dieser zumal bei den Ausläufern ganz fehlte, dass er in den übrigen Fällen immer positiv, aber so schwach war, dass er den Einfluss der Epinastie nicht überwand. Mehr als bei den Blättern kommt bei den Zweigen, zumal den dünnen und langen, die Belastung bezüglich der Wachsthumsrichtung in Betracht. Die Entfernung der Blätter hat hier eine plötzliche Aufwärtskrümmung durch Elasticität zur Folge (z. B. bei Corylus), später aber wird diese durch Geotropismus, in manchen Fällen auch durch Hyponastie nachträglich noch vergrössert (z. B. Abies).

Es mag dem Scharfsinn des Anfängers überlassen bleiben, sich aus den hier angegebenen Gesichtspuncten und Beobachtungen in einzelnen Fällen die Richtungsverhältnisse der Organe durch eigene Beobachtung klar zu machen.

§ 23. Torsion[1]. Sehr häufig zeigen Organe von einigermaassen beträchtlichem Längenwachsthum Drehungen um ihre eigene Wachsthumsaxe, Torsionen: die Seitenlinien des cylindrischen oder lang conischen Organs sind der Wachsthumsaxe nicht parallel, sondern umlaufen dieselbe in Form mehr oder minder steiler Schraubenlinien so, als ob man das Organ oben und unten gefasst und dann an einem Ende um seine Axe gedreht hätte. Solche Torsionen finden sich

1) Hugo de Vries im zweiten Heft der Arbeiten des botan. Instituts in Wurzburg 1871, p. 272. — Wichura in Flora 1852, No. 3 und Jahrb. f. wiss. Bot. 1860. Bd. II. — Braun: Bot. Zeitg. 1870, p. 158.

bei den einzelligen Internodien der Nitellen; bei den aus Gewebemassen bestehenden gestreckten Internodien aufrechter Stengel von Dicotylen sind sie häufig, bei schlingenden Internodien allgemein; die Stiele der Laubmooskapseln sind gewöhnlich sehr stark tordirt; aber auch bei flachen Blättern finden sich, wie Wichura zeigte, sehr gewöhnlich Drehungen der Lamina, die als Torsionen gedeutet werden können, sie verhalten sich wie Papierstreifen, die man oben und unten gefasst und an einem Ende um ihre Mittellinie gedreht hat; besonders auffallend sind diese Torsionen an den Blättern mancher Gräser, des Allium ursinum, der Arten von Alstroemeria u. a., wo sie dahin führen, dass die Unterseite des oberen Theils der Lamina nach oben zu liegen kommt.

Da die Seitenlinien eines tordirten Körpers seine Axe schraubig umlaufen, so müssen sie länger sein als diese; entsteht also die Torsion durch Längenwachsthum, so muss dieses in den äusseren Schichten cylindrischer, conischer oder prismatischer Organe (Internodien, Wurzeln) stärker sein oder länger dauern als in den inneren Schichten; ein ähnliches Verhältniss wird bei tordirten Blättern bezüglich der Mittelnerven und der beiden Ränder der Lamina obwalten müssen. Der Umstand, dass zur Zeit des stärksten Wachsthums gewöhnlich die inneren Schichten rascher zu wachsen streben als die äusseren (§ 13), wobei also keine Torsion möglich ist, ferner die Thatsache, dass die Torsionen gewöhnlich erst am Ende des Längenwachsthums auftreten, und endlich der Umstand, dass sie sehr gewöhnlich an étiolirten Internodien, die im normalen Zustande nicht tordiren, am Schluss des Längenwachsthums zum Vorschein kommen, führt zu der Annahme, dass sie durch ein länger dauerndes Wachsthum in den peripherischen Schichten entstehen, nachdem dasselbe im Innern bereits erloschen ist oder zu erlöschen begann; bei den genannten tordirten Blättern, zumal denen der Alstroemerien beginnt jedoch die Torsion schon früher. Wäre das Wachsthum in den äusseren Schichten nicht blos stärker, sondern auch genau parallel mit der Axe, und wären die Widerstände gegen die so entstehende Stauchung der äusseren Schichten gegen die inneren genau in longitudinaler Richtung vorhanden, so würde keine Torsion eintreten, sondern nur eine longitudinale Spannung zwischen äusseren und inneren Schichten, die der früher beschriebenen Schichtenspannung gerade entgegengesetzt wäre. Es leuchtet jedoch ein, dass dies nur bei mathematischer Genauigkeit der Anordnung aller Theile möglich wäre, dass aber jede noch so kleine Unregelmässigkeit in der Anordnung den gestauchten äusseren Schichten eine seitliche Richtung geben muss, die dann sofort zur Torsion führt[1].

Sehr gewöhnlich treten Torsionen auch in Folge des Dickenwachsthums ein, oder sie werden bei fortgesetzter Holzbildung deutlicher, wie man an älteren Stämmen von Dicotylen und Coniferen oft schon an der Borke, deutlich am schiefen Verlauf der Faserung erkennt. Man kann wohl annehmen, dass die Erscheinung auf dem geringen, aber kräftigen Längenwachsthum der jungen Holzzellen beruht; nur wenn diese gar nicht in die Länge wüchsen, könnte keine Torsion eintreten.

1) Der Anfänger wird sich dies folgendermaassen leicht klar machen können: Man dehne einen Kautschukschlauch stark aus und ziehe einen nur wenig weiteren Schlauch über diesen. Lasst man den ersteren los, so zieht er sich zusammen, er ist dann zu kurz für den äusseren; wären beide Schläuche in der Längs- und Querrichtung ganz regelmässig gebaut, so könnte nur eine longitudinale Spannung entstehen; es entsteht aber zugleich Torsion, weil mit der longitudinalen auch nach einer Seite überwiegende Spannungen verbunden sind.

Die bisher betrachteten Torsionen werden ganz allein durch innere Ursachen hervorgebracht; die Richtung, in welcher die tordirten Seitenlinien die Axe umlaufen, ist gewöhnlich für eine gegebene Species constant; ausserdem kommen aber häufig Torsionen in Folge äusserer, zufälliger Umstände zum Vorschein. Es leuchtet ein, dass, wenn an einem schief oder horizontal wachsenden Organ (Internodien, Blatt, Ranke) irgend eine Last seitwärts hängt, welche dasselbe um seine Axe zu drehen sucht, eine Torsion entstehen muss; ist das so tordirte Organ sehr elastisch, so wird es sich, wenn die drehende Last entfernt wird, wieder retordiren; ist es dagegen sehr unvollkommen elastisch, so wird es die ihm aufgenöthigte Torsion dauernd beibehalten (wie ein tordirter Wachsfaden); und ist das so beschaffene Organ im Wachsthum begriffen, so kann durch dieses selbst die Torsion zu einer dauernden gemacht werden. So verhält es sich in der That bei wachsenden Internodien, Blattstielen, Blattmittelrippen. Steckt man derartige Gebilde (wie de Vries zeigte) horizontal in feuchten Sand, nachdem man durch das Ende eine auf der einen Seite nur wenig (etwa durch einen Tropfen Siegellack) beschwerte Nadel horizontal eingestochen hat, so genügt das kleine Drehungsmoment, dem wachsenden Theil eine bleibende Torsion aufzunöthigen. Dasselbe wird natürlich erfolgen, wenn statt der Nadel ein Blatt oder Zweig seitlich anhängt. Horizontal wachsende Zweige mit decussirten Blattpaaren zeigen gewöhnlich Torsionen ihrer Internodien der Art, dass dieselben abwechselnd nach rechts und links so gedreht sind, dass alle Blätter in zwei statt in vier Reihen am Zweig entlang stehen. De Vries zeigte, dass dies von dem ungleichen Drehungsmoment der Blätter je eines Paares verursacht wird; schneidet man die jungen Blätter weg, so erfolgt keine Drehung; beseitigt man von einem Paare nur eines, so wird die Torsion von dem Drehungsmoment des stehen bleibenden allein bestimmt.

Derartige Torsionen treten auch sehr gewöhnlich dann auf, wenn belaubte Sprosse aus horizontaler Lage sich geotropisch aufrichten, weil durch die ungleiche Vertheilung der Blätterlast und durch die verschiedenen geotropischen und heliotropischen Krümmungen der Blätter, Dehnungsursachen hervorgerufen werden, welche den sich aufrichtenden Stengel tordiren. Besonders schön treten derartige Torsionen an langen Blattstielen, z. B. denen von Cucurbita auf, wenn der sie tragende Spross umgekehrt befestigt wird. Durch den Geotropismus, oder durch diesen und den Heliotropismus würde sich der Blattstiel einfach in verticaler Ebene aufwärts krümmen; allein die Last der von ihm getragenen Lamina ist fast niemals gleichmässig zu beiden Seiten der Krümmungsebene vertheilt, die eine Seite ist stärker belastet und bewirkt ein schiefes Hinüberbiegen der Krümmungsebene nach dieser Seite, wodurch andere Seitenlinien des Stiels dem Einfluss der Gravitation und des Heliotropismus ausgesetzt werden; so entstehen verwickelte Krümmungen und Torsionen des Stiels und der Lamina selbst, die aber endlich doch dahin führen, diese letztere mit ihrer Innenseite aufwärts und wo möglich dem Licht zuzukehren.

Man hat also nach dem Gesagten zweierlei Torsionen zu unterscheiden: 1) die der aufrechten (verticalen) Organe, 2) die der seitlichen schief oder horizontal wachsenden Theile. Bei jenen beruht die Torsion auf inneren Wachsthumsursachen, vor Allem darauf, dass äussere Schichten aus inneren Ursachen stärker als innere Schichten in die Länge wachsen; die Anordnung der inneren Theile, bei Internodien höherer Pflanzen wahrscheinlich der Verlauf der Fibrovasalstränge, bestimmt die Richtung der Torsion.

Die Torsionen der anderen Art werden auf ganz andere Weise bewirkt: die äusseren Schichten des noch wachsenden Organs sind passiv gedehnt, eine innere Neigung zur Torsion besteht nicht; aber das Drehungsmoment anhängender Theile nöthigt dem wachsenden Gebilde eine Torsion auf, die in Folge seiner sehr geringen Elasticität und des Wachsthums eine bleibende wird.

§ 24. Das Winden der Schlingpflanzen[1]. Die aus langen Internodien zusammengesetzten Stengel der Schlingpflanzen haben die Fähigkeit, sich um aufrechte, hinreichend dünne Körper (Stützen) schraubenförmig emporzuwinden: ganz ähnlich verhalten sich die langen Blattstiele der Farngattung Lygodium. Dieses Winden ist eine Folge des ungleichseitigen Wachsthums, der revolutiven Nutation: es wird nicht, wie Mohl gelehrt hatte, durch einen Reiz, den die Stütze auf die wachsenden Internodien ausübt, verursacht und unterscheidet sich dadurch ganz wesentlich von dem Winden der Ranken um Stützen, welches auf Reizbarkeit für Berührung und dauerndem Druck beruht[2].

Nur wenige Pflanzen winden rechts (d. h. von rechts unten nach links oben, wenn man die umwundene Stütze vor sich hat, oder auch dem Lauf der Sonne oder eines Uhrzeigers folgend), wie der Hopfen, Tamus elephantipes, Polygonum scandens, Lonicera caprifolium; die meisten winden links, wie Aristolochia Sipho, Thunbergia fragrans, Jasminum gracile, Convolvulus sepium, Ipomaea purpurea, Asclepias carnosa, Menispermum canadense, Phaseolus u. a.

Die ersten Internodien windender Stengel, mögen diese aus dem Samen, wie bei Phaseolus, oder als Seitensprosse aus Rhizomen (Convolvulus) oder aus oberirdischen Theilen entspringen (Aristolochia), winden nicht, sie wachsen aufrecht ohne Stütze; die folgenden Internodien desselben Sprosses winden; sie verlängern sich zunächst sehr beträchtlich, während die von ihnen getragenen Laubblätter nur langsam heranwachsen. In Folge ihres eigenen Gewichts neigen die jungen langen Internodien seitwärts über, und in dieser Lage beginnt nun ihre rotirende Nutation oder revolutive Bewegung. Der überhängende Theil ist nämlich gekrümmt und zeigt dabei eine Bewegung, durch welche die Endknospe in einem Kreise oder einer Ellipse herumgeführt wird. Diese kreisende Bewegung wird ausschliesslich durch Nutationskrümmungen hervorgebracht; bezeichnet man eine Längslinie der nutirenden Internodien mit einem schwarzen Strich, so dass derselbe z. B. bei einer rechts windenden Pflanze, wie dem Hopfen, auf der convexen Seite liegt, während die Knospe nach Süden zeigt, so findet man den Strich später, wenn sie nach Westen zeigt, auf der nördlichen Flanke seitlich; zeigt die Knospe nach Norden, so liegt der Strich auf der concaven, zeigt sie nach Ost, so liegt er wieder seitlich auf der nördlichen Flanke der Nutationskrümmung. — Gewöhnlich sind zwei bis drei der jüngeren Internodien in kreisender Nutation

1) Ludwig Palm: Ueber das Winden der Pflanzen. Preisschrift. Stuttgart 1827. — H. v. Mohl: Ueber den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen. Tübingen 1827. — Dutrochet: comptes rendus 1844. T. XIX. und Ann. des sc. nat. Série 3. T. II. — Charles Darwin: on the movements and habits of climbing plants in the Journal of the Linnean society (Botany Vol. III. London 1865).

2) Schon Darwin suchte zu zeigen, dass Mohl's Ansicht von der Reizbarkeit schlingender Internodien unhaltbar sei, ohne indess ganz schlagende Gegenbeweise beizubringen; letzteres ist H. de Vries bei einer im Würzburger Laboratorium 1872 ausgeführten Untersuchung gelungen, die im dritten Heft der Arbeiten des botan. Instituts publicirt ist. Auf seine Ergebnisse stutzt sich vorwiegend obige Darstellung der Mechanik des Windens.

begriffen; und da diese sich in verschiedenen Wachsthumszuständen befinden, so fällt die Nutationskrümmung des älteren mit dem des jüngeren Internodiums meist nicht zusammen; die Krümmung des ganzen nutirenden Stückes ist daher gewöhnlich kein einfacher Bogen, sondern oft ein langgezogenes *S*, dessen Theile aber nicht in derselben Ebene liegen. Indem sich neue Internodien aus der Knospe entwickeln, beginnen diese ihre Nutation, während dagegen das dritte oder vierte Internodium hinter der Knospe aufhört, sich aufrichtet und nun eine andere Form der Bewegung zeigt, sich nämlich tordirt, bis sein Wachsthum erlischt[1].

Die Richtung der revolutiven Nutation und der Torsion ist bei allen Schlingpflanzen dieselbe, in welcher sie die Stütze umwinden. Wird eine Stelle des nutirenden überhängenden Gipfels durch eine äussere Ursache in ihrer Bewegung gehindert[2]), festgehalten, so dauert die kreisende Bewegung des freien Theils noch einige Zeit fort, dann aber wächst dieser in einer, in der Nutationsrichtung aufsteigenden Schraubenlinie weiter. Die Nutationsbewegung combinirt sich dabei mit einer jetzt auftretenden Torsion der unteren, schon schraubig gewundenen Theile, welche in ihrer Richtung der Nutationsbewegung, also auch der vorhin genannten Torsion, am untern Theil des frei beweglichen Gipfels, entgegengesetzt ist. Es ist wahrscheinlich, dass diese Torsion durch das Drehungsmoment der freien seitwärts überhängenden Spitze des Sprosses hervorgerufen wird; jedenfalls hat sie die Folge, dass die concave Seite des nutirenden Theils von jetzt ab immer nach der Axe der bereits entstandenen Schraubenwindung hinschaut.

Der gewöhnliche Fall einer solchen Verhinderung der kreisenden Nutationsbewegung ist der, dass der Sprossgipfel vermöge eben dieser Bewegung mit einer aufrechten Stütze in Berührung kommt; ist diese nicht zu dick, so bildet sie nun die Axe der jetzt entstehenden Schraubenwindungen; bei dünnen Stützen bilden diese letzteren zunächst so weite Umgänge, dass sie die Oberfläche der Stütze an keinem oder nur zufällig an einzelnen Puncten berühren.

Die Nutationsbewegung kann aber künstlich auch auf verschiedene andere Weise verhindert werden, so z. B. dadurch, dass man eine Stütze auf der bei der kreisenden Bewegung hinteren Seite aufstellt, diese aber mit dem Sprossgipfel, der sich sonst von ihr entfernen würde, mittelst Gummi festklebt. In diesem Falle bildet sich die erste Schraubenwindung ganz ähnlich wie bei normaler Stellung der Stütze; hier aber steht die Stütze nun ausserhalb der Schraubenwindung; die ihrerseits gar keine Stütze umfasst. Derartige freie, keine Stütze umgebende Schraubenwindungen entstehen nicht selten auch dann, wenn der eine Stütze umwindende Stengel über diese hinauswächst.

Die jüngsten Windungen eines um eine Stütze geschlungenen Stengels, liegen jener gewöhnlich nicht an; sie sind weit und niedrig; die älteren Windungen dagegen liegen der Stütze dicht an, sie sind enger und steigen steiler empor. Es zeigt dies, dass das feste Anschmiegen der schlingenden Stengel um die Stütze erst nachträglich erfolgt, indem die anfangs losen, weiteren Windungen steiler werden und sich verengen. Diese für das Verständniss des Windens fundamentale Thatsache wurde von de Vries dadurch ausser Zweifel gestellt, dass er schlingende

1) Die Torsion ist also, wie die Darstellung zeigt, nicht die Ursache der kreisenden Bewegung des Gipfels, wie schon daraus erhellt, dass die Zahl der Torsionsumgänge in gleicher Zeit eine andere ist, als die der Nutationsumgänge.

2) Das Folgende nach H. de Vries.

Gipfel in der oben angegebenen Weise Windungen machen liess, die keine Stütze in ihrer Mitte hatten: auch in diesem Falle werden die anfangs weiteren niederen Windungen mit zunehmendem Alter enger und steiler, bis endlich das betreffende Stengelstück sich ganz gerade aufrichtet, wobei von jedem Schraubenumgang nunmehr ein Torsionsumgang übrig bleibt. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass das Steilerwerden der anfangs niedrigen, zuweilen fast horizontalen Windungen durch Geotropismus bewirkt wird. Es leuchtet ein, je grösser die Kraft ist, mit welcher sich die Windungen verengen, oder was dasselbe ist, je grösser die Kraft ist, welche sie veranlasst, steiler zu werden, desto fester müssen sie sich der Stütze anschmiegen. Befindet sich in der Mitte der sich streckenden Windungen eine Stütze, so werden die jüngeren Gipfeltheile durch diese immer verhindert, ihre normale rotirende Nutation zu machen (s. oben), der Gipfel wächst demzufolge immer in einer Schraubenlinie weiter und schlingt sich fortwährend weiter an der Stütze hinauf, indem die älteren Windungen sich immer wieder strecken und an die Stütze anschmiegen. Wird die Stütze, bald nachdem sich einige lockere Windungen um dieselbe gebildet haben, herausgezogen, so behält der Spross einige Zeit seine Schraubenform, dann aber streckt er sich gerade und beginnt seine kreisende Nutation von Neuem.

Aus rein mechanischen Gründen ist mit jedem Windungsumgang um die Stütze auch ein Torsionsumlauf der windenden Internodien verbunden; ausserdem aber kommen, zumal bei Umwindung rauher, unregelmässig geformter Stützen Torsionen der schon gewundenen Theile vor, die bald nach links bald nach rechts gerichtet sind.

Im Verlauf des Windens müssen die Blätter bald auf der Aussenseite, bald auf der Innenseite der Windungen stehen[1]; im letzten Fall wird der Blattstiel an die Stütze gedrückt, an welcher er unter dem Druck der sich verengenden Windung seitwärts gleitet, wobei er das Internodium seitwärts mitzieht und so eine locale Torsion desselben veranlasst. (de Vries.)

Das im Text Gesagte enthält fast Alles, was wir gegenwärtig über die Mechanik des Windens der schlingenden Stämme wissen. Anhangsweise mögen hier noch einige aphoristische Bemerkungen über Schlingpflanzen nach Darwin Raum finden.

Die kreisende Bewegung des frei überhangenden Gipfels ist unter gleichen äusseren Umständen bei derselben Pflanze (z. B. Hopfen, Micania, Phaseolus) oft auffallend gleichförmig.

Von der Zeit, welche zu einer Revolution unter günstigen Umständen nöthig ist, wird folgende kleine Tabelle (nach Darwin) eine Vorstellung geben.

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| Scyphanthus elegans | in | 1 Stunde | 17 | Minuten, |
| Akebia quinata . . . | - | 1 - | 30 | - |
| Convolvulus sepium | - | 1 - | 42 | - |
| Phaseolus vulgaris . | - | 1 - | 57 | - |
| Adhatoda . . . . . . | - | 48 - | — | - |

Die Richtung des Windens ist für die Species gewöhnlich constant, doch kommt es vor, wie bei Solanum Dulcamara und Loasa aurantiaca, dass verschiedene Individuen in entgegengesetzten Richtungen winden, ja Darwin fand bei der letztgenannten Pflanze, sowie

1) Bei dieser Gelegenheit mag bemerkt werden, dass nach Dutrochet die genetische Blattstellungsspirale bei Schlingpflanzen mit spiralig geordneten Blättern dieselbe Richtung verfolgt wie das Winden, also auch wie die der freiwilligen Torsion und der rotirenden Nutation derselben Pflanze.

bei Scyphanthus elegans und Hibbertia dentata sogar, dass derselbe Stengel erst nach der einen, dann nach der anderen Richtung windet.

Der positive Heliotropismus windender Internodien ist im Allgemeinen schwach, offenbar würde ein kräftiger Heliotropismus dem Winden und besonders der kreisenden Nutation, durch welche die Stütze so zu sagen aufgesucht wird, nur hinderlich sein. Doch macht sich der Heliotropismus dadurch bemerklich, dass bei einseitiger Beleuchtung die kreisende Bewegung zur Lichtquelle hin rascher erfolgt als von dieser hinweg: so z. B. bei Ipomaea jucunda, Lonicera brachypoda, Phaseolus und Humulus. Nach dem oben über die Mechanik des Windens Gesagten darf man annehmen, dass es für jede Species ein gewisses Maximum der Dicke der Stütze giebt, bei welcher die Umschlingung noch möglich ist. Die Stütze wird nicht viel dicker sein dürfen als die Weite der Windungen, welche der Spross auch ohne Stütze zu machen im Stande ist, widrigenfalls der Gipfel seine Windungen neben der zu dicken Stütze zu machen versucht und diese dann wieder ausgleicht. Darwin (l. c. p. 22) gesteht, die Ursache davon, warum zu dicke Stützen nicht umwunden werden, nicht zu kennen; es scheint aber, dass nach de Vries' Untersuchungen der angegebene Grund hinreicht.

Die Bewegungen schlingender Internodien finden um so energischer statt, je günstiger die äusseren Bedingungen des Wachsthums sich gestalten, und je mehr dieses selbst beschleunigt wird; also im Allgemeinen bei kräftiger Ernährung, hoher Temperatur und grosser Saftfülle der Pflanzen. Der unmittelbare Einfluss des Lichtes ist zum Schlingen nicht nöthig, da selbst étiolirte Pflanzen (wie Ipomaea purpurea, Phaseolus multiflorus) im Finstern sich fest um Stützen legen. Die Behauptung Duchartre's, dass Dioscorea Batatas im Finstern nicht schlingt, reducirt sich, neueren Beobachtungen von de Vries zufolge, darauf, dass zwar normale grüne Sprosse dieser Pflanze im Finstern weiter schlingen, später aber, wenn sie étioliren, aufhören zu nutiren und zu schlingen.

§ 25. **Das Winden der Ranken**[1]. In dem Begriff Ranken können wir alle fadenförmigen, oder doch dünnen, schmalen und langen Pflanzentheile zusammenfassen, welche die Eigenschaft besitzen, durch Berührung mit festen dünnen Körpern (Stützen) während ihres Längenwachsthums zu Krümmungen veranlasst zu werden, vermöge deren sie die berührte Stütze umschlingen und so die Pflanze an dieselbe befestigen; die Ranken unterscheiden sich daher zunächst durch ihre Reizbarkeit für Druck (Berührung) von den schlingenden Internodien.

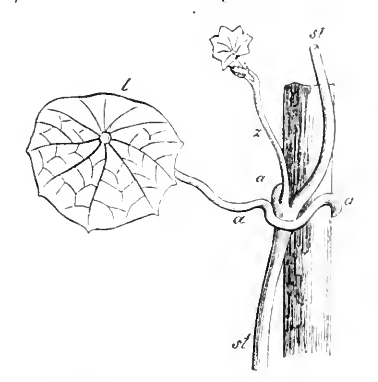


Fig. 486. Tropaeolum minus; der lange Stiel *a, a, a* des Laubblattes *l* ist für dauernde Berührung empfindlich und hat sich um eine Stütze und um den eigenen Stamm *st* so gewunden, dass dieser an jene festgebunden erscheint: *z* der Axelspross dieses Blattes.

Organe der verschiedensten morphologischen Natur können diese physiologische Eigenschaft annehmen, zuweilen sind es metamorphosirte Zweige, wie bei Vitis, Ampelopsis, Passiflora, Cardiospermum Halicacabum, wo die Ranken noch näher als metamorphosirte Blüthenstände oder Blüthenstiele bezeichnet werden können; bei Cuscuta kann der ganze Stamm eher für eine Ranke als für einen schlingenden Stamm gehalten werden. In anderen Fällen, wie bei Clematis, Tropaeolum (Fig. 486), Maurandia, Lophospermum, Solanum jasminoides, ist der Blattstiel fähig als Ranke zu dienen; bei Fumaria officinalis, Corydalis claviculata

1) Vergl. die im vorigen Paragraphen genannte Literatur und H. de Vries im III. Heft der Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg 1873.

ist das ganze feinzertheilte Blatt für Berührung reizbar und im Stande, seine einzelnen Theile um dünne Körper zu winden; bei Gloriosa Plantii und Flagellaria indica dient die über das Blatt hinaus verlängerte Mittelrippe als Ranke. Bei vielen Bignonien, Cobaea scandens, bei Pisum u. s. w., verwandelt sich der vordere Theil des gefiederten Blattes in dünne fadenförmige verzweigte Ranken, während die Basalportion des Blattes steif und mit foliolis besetzt ist; zuweilen ist das ganze Blatt durch eine dünne fadenförmige Ranke ersetzt wie bei Lathyrus aphaca. Die morphologische Bedeutung der Ranken der Cucurbitaceen ist noch zweifelhaft, doch scheint es, dass sie als metamorphosirte Zweige zu deuten sind.

Die auszeichnenden Eigenschaften der Ranken sind um so vollkommener ausgebildet, je ausschliesslicher sie dem einen Zwecke des Kletterns als Befestigungsorgane dienen, je weniger sie also von der sonstigen Natur der Blätter oder Stengeltheile an sich haben, mit einem Wort, je vollkommener die Metamorphose durchgeführt ist. Dahin gehören vor Allem die einfachen oder verzweigten fadenförmigen Ranken der Cucurbitaceen, der Ampelideen und Passifloren. Eine derartige, typisch entwickelte Ranke zeigt Fig. 487 im ausgewachsenen Zustand, nachdem sie mit dem Gipfeltheile eine Stütze umfasst und sich dann eingerollt hat. Das hier Mitzutheilende bezieht sich vorwiegend auf solche ächte Ranken.

Die charakteristischen Eigenschaften der Ranken entwickeln sich, wenn sie aus dem Knospenzustand völlig herausgetreten, etwa drei Viertel ihrer definitiven Grösse erreicht haben; in diesem Zustande sind sie gerade ausgestreckt, der sie tragende Sprossgipfel macht meist revolutive Nutationen, die Ranke selbst zeigt die gleiche Erscheinung, indem sie sich ihrer ganzen Länge nach (ausgenommen meist die steife Basalportion und die hakenförmige Spitze) so krümmt, dass der Reihe nach die Oberseite, die rechte, die Unter- und Linksseite convex wird; Torsionen treten nicht ein. Während dieser kreisenden Nutation ist die Ranke im raschern Längenwachsthum begriffen und für Berührung reizbar; d. h. jede mehr oder minder starke Berührung auf der reizbaren Seite bewirkt eine concave Einkrümmung zunächst an der berührten Stelle, von wo aus sich die Krümmung nach oben und unten weiter verbreitet. War die Berührung eine vorübergehende, so streckt sich die Ranke später wieder gerade. Der Grad der Reizbarkeit[1] ist nach den Arten sehr verschieden, bei Passiflora gracilis genügt der Druck eines Milligramms, um in kurzer Zeit (25 Secunden) die Krümmung zu bewirken, bei anderen sind 3—4 Milligramm Druck nöthig, und die Krümmung erfolgt später (nach 30 Sec. bei Sicyos); die Ranken anderer Arten krümmen sich nach leichter Reibung einer Stelle binnen einigen Minuten, bei Dicentra thalictrifolia nach einer halben Stunde, bei Smilax erst nach mehr als einer Stunde, bei Ampelopsis noch langsamer.

Die Krümmung auf der berührten Seite steigert sich eine Zeit lang, steht dann still und nach einiger Zeit (oft nach Stunden) streckt sich die Ranke wieder gerade, in welchem Zustande sie abermals reizbar ist. Ranken, deren Gipfel leicht eingekrümmt ist, sind nur auf der concaven Unterseite reizbar; andere, wie die von Cobaea und Cissus discolor sind es auf allen Seiten; bei Mutisia, Clematis sind Unterseite und Flanken reizbar, nicht die Oberseite.

1) Dies und das Folgende nach Darwin l. c. p. 100.

Während dieses Zustandes der kreisenden Nutation und Reizbarkeit erreicht die Ranke binnen einigen Tagen ihre volle Grösse; die Revolutionen hören auf, die Reizbarkeit erlischt, und, je nach den Arten, erfolgen nun weitere Veränderungen; bei manchen bleiben die unbeweglich gewordenen, ausgewachsenen Ranken gerade, sie verkümmern und fallen ab, z. B. bei den Bignonien, Vitis, Ampelopsis. Häufiger ist, dass die Ranken sich bei dem Erlöschen des Längenwachsthums von der Spitze anfangend und zur Basis hin fortschreitend langsam mit der Unterseite concav einrollen, so dass sie zuletzt eine Schneckenlinie (Cardiospermum, Mutisia) gewöhnlicher eine nach oben conisch verengerte Schraube (Korkzieherform) darstellen, in welchem Zustand sie dann verholzen oder vertrocknen (Cucurbitaceen, Passifloren u. a.).

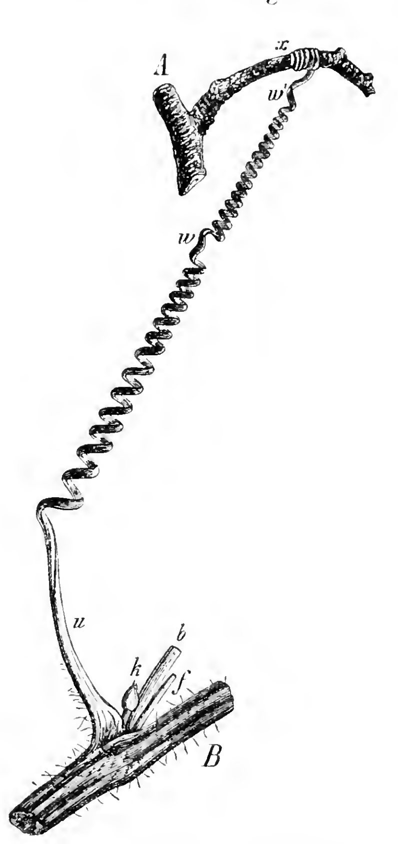


Fig. 487. Bryonia dioica: *B* ein Stammstück, aus welchem neben dem Blattstiel *b* und der Knospe *k* die Ranke entspringt, deren unteres Stück *u* steif (nicht rankenartig), deren oberes Stück *x* sich um einen Zweig gewunden hat; der zwischen dem steifen Basalstück *u* und dem Stützpunct *x* liegende lange Mitteltheil der Ranke hat sich schraubig gewunden und dabei das Stammstück *B* entsprechend gehoben; *w* und *w'* die Wendepuncte der Schraubenkrümmung.

Diese Vorgänge sind jedoch als abnorme zu betrachten, insofern die Ranken dabei ihre Bestimmung verfehlt haben, die darin besteht, dass sie während des reizbaren Zustandes, wo sie noch im Wachsen begriffen sind, vermöge ihrer kreisenden Nutation mit einer Stütze in Berührung kommen; geschieht dies mit einer reizbaren Seite, so erfolgt an der Berührungsstelle eine Einkrümmung, die Ranke legt sich um die Stütze, dadurch kommen immer neue reizbare Stellen mit der Letzteren in Berührung, und so schlingt sich das freie Ende der Ranke in mehr oder minder zahlreichen Windungen fest um die Stütze (Fig. 487); je näher die zuerst berührte Stelle der Rankenbasis liegt, desto zahlreicher werden die Umwindungen der Stütze, desto haltbarer die Befestigung, doch genügen auch schon weniger Umwindungen der Stütze durch das Ende der Ranke, um diese mit namhafter Kraft zu befestigen. Die zwischen der Basis der Ranke und ihrem Befestigungspunct an der Stütze liegenden Rankentheile können sich selbstverständlich nicht wie die freie Spitze um die Stütze schlingen; der durch die Berührung verursachte, auch die nicht berührten Theile ergreifende Reiz bewirkt daher eine andere Form der Einkrümmung, die darin besteht, dass sich das zwischen Stütze und Basis liegende Rankenstück korkzieherförmig einrollt, wie Fig. 487 bei *w*, *w'* zeigt. Diese Einrollung ist der erwähnten freiwilligen Einrollung vieler nicht mit einer Stütze verbundenen Ranken ähnlich, besonders auch darin, dass die Unterseite (Rückenseite) der Ranken immer die Concavität der Krümmung einnimmt;

sie unterscheidet sich jedoch von der spontanen Einrollung dadurch, dass sie eben in Folge des Reizes jedesmal, nicht blos bei manchen, sondern bei allen an einer Stütze befestigten Ranken eintritt; dass sie ferner kurze Zeit (1/2 — 1 Tag) nach dem Ergreifen einer Stütze eintritt, in einer Periode, wo die Ranke noch völlig reizbar und im raschen Längenwachsthum begriffen ist, während die spontane Einrollung erst mit dem Erlöschen des Wachsthums und der Reizbarkeit zu Stande kommt; auch erfolgt die durch den Berührungsreiz eingeleitete Einrollung viel rascher als die freiwillige; beides wird leicht ersichtlich, wenn man an demselben Spross ältere nicht befestigte Ranken noch gerade, jüngere befestigte aber bereits eingerollt findet. Die Einrollung an Stützen befestigter Ranken ist also in demselben Sinne wie das Umschlingen der Stütze durch den freien Theil eine Reizwirkung und nur die mechanische Unmöglichkeit, die Stütze ebenfalls zu umschlingen, zwingt den zwischen Stütze und Basis befindlichen Rankentheil, sich korkzieherförmig einzurollen. Gleich der Krümmung eines längeren Rankenstückes in Folge der Berührung eines einzelnen Punctes, ist auch diese Einrollung des zwischen Stütze und Befestigungspunct liegenden Rankenstückes ein Beweis, dass der locale Reiz längs der Ranke fortgepflanzt wird. Mit diesen Vorgängen ist jedoch die Nachwirkung des Reizes noch nicht beendigt; denn die an einer Stütze befestigten Ranken wachsen später auch in die Dicke, zuweilen sehr beträchtlich (wie die Blattstiele von Solanum jasminoides), sie verholzen, werden fester und haben eine längere Dauer als die freiwillig eingerollten oder überhaupt nicht gestützten Ranken.

Die Einrollung der befestigten Ranken unterscheidet sich noch durch eine andere Eigenschaft von der der spontan eingerollten; bei letzteren nämlich laufen alle Windungen der Schraube gleichsinnig in e i n e r Richtung. Die Schraubenwindungen der an der Stütze befestigten Ranke dagegen haben Wendepuncte ($w$, $w'$ Fig. 487); zwischen je zwei solchen liegt immer eine Anzahl gleichsinniger Windungen, die denen zwischen den benachbarten Wendepuncten entgegengesetzt gerichtet sind; bei langen enggewundenen Ranken finden sich oft 5—6 Wendepuncte. Darwin hat schon darauf hingewiesen, dass man hierin keine besondere Eigenschaft der Ranken zu sehen habe, noch weniger ist dies eine specifische Folge des Reizes; vielmehr ist das Auftreten der Wendepuncte eine mechanische Nothwendigkeit; wenn ein Körper, der sich einzurollen sucht, an beiden Enden befestigt ist, so dass nicht wenigstens das eine Ende sich drehen kann, so müssen nothwendig bei der Einrollung entgegengesetzte Windungen auftreten, um die mit den Windungen nothwendig verbundene Torsion auszugleichen. Man kann dieses Verhalten der befestigten Ranke dadurch nachahmen, dass man auf einen schmalen, ausgedehnten Kautschuckstreifen einen anderen nicht ausgedehnten festklebt: lässt man jenen frei, so zieht er sich zusammen und bildet die Innenseite einer Spirale, deren Aussenseite der nicht gedehnte Streifen darstellt. Fasst man nun beide Enden und streckt den Doppelstreif zunächst gerade aus, nähert dann aber beide Enden einander, so entstehen nun Schraubenwindungen nach rechts und links, wie bei einer befestigten Ranke; lässt man das eine Ende frei, so retordirt sich der Streifen und rollt sich spiralig ein.

Alle hier genannten Bewegungen der Ranke finden, da sie Folgen des Wachsthums sind, nur dann statt, wenn die äusseren Bedingungen des Wachsthums günstig, und um so energischer, je günstiger sie sind: also bei kräftiger Ernährung,

hoher Temperatur, grosser Saftfülle, veranlasst durch reichliche Wasserzufuhr bei geringem Transpirationsverlust. Diese Bedingungen vorausgesetzt, können die Ranken, wie ich gezeigt habe, auch im Finstern ihre Nutation und Reizbewegungen ausführen, Stützen umschlingen und sich einrollen (z. B. bei Cucurbita Pepo an Pflanzen, deren Gipfel in einem finsteren Recipienten fortwächst, ernährt durch grüne, am Licht befindliche Blätter).

Was nun die Mechanik der durch die Berührung bewirkten Reizkrümmungen (des Umwindens und der Einrollung befestigter Ranken), sowie der Einrollung freier Ranken betrifft, so ist nicht zweifelhaft, dass es sich hier um Vorgänge des Längenwachsthums und seiner Veränderung durch quergerichteten Druck auf die schwächer wachsende Seite handelt. Die Ranken sind für Berührung oder Druck nur so lange reizbar, als sie in die Länge wachsen; eine vorübergehende Reizkrümmung wird zwar während des Wachsthums wieder ausgeglichen, ähnlich wie z. B. die durch Erschütterung (passive Beugung) wachsender Sprosse bewirkte Krümmung; dauert aber der Reiz an der Stütze längere Zeit, kommt es zur Umwindung, so wird die Längendifferenz der convexen und concaven Seite eine dauernde, nicht mehr zu reparirende. Die Zellen der convexen Seite sind entsprechend länger, als die der concaven (ähnlich wie bei abwärts gekrümmten Wurzeln und aufwärts gekrümmten Grasknoten); bei dicken und um dünne Stützen gewundenen Ranken ist die Längendifferenz so beträchtlich, dass sie auf den ersten Blick ohne Messung auffällt, wie ich mich in verschiedenen Fällen überzeugte. Die neuen Untersuchungen von de Vries, der die noch geraden Ranken mit Quertheilungen versah und diese nach der erfolgten Umwindung oder Einrollung mass, haben gezeigt, dass das Wachsthum der convexen Seite ausgiebiger, das der concaven geringer ist, als an gerade bleibenden Stellen derselben Ranke oberhalb und unterhalb der gekrümmten Stelle. Eine Ranke von Cucurbita Pepo z. B. wand sich um eine 1,2 Mm. dicke Stütze; nachdem die Krümmung vollendet war, betrug der Zuwachs an der gekrümmten Stelle für jeden Mm. ursprünglicher Länge auf der convexen Seite 1,4 Mm., auf der concaven nur 0,1 Mm.; das mittlere Wachsthum auf der beiderseits gerade gebliebenen Strecke dagegen betrug 0,2 Mm. Wenn das Wachsthum der ganzen Ranke zur Zeit der Berührung mit einer Stütze schon gering ist, so findet man zwar auch eine bedeutende Verstärkung des Längenwachsthums auf der convexen Seite; auf der concaven aber findet dann überhaupt keine Verlängerung oder geradezu eine Verkürzung statt, diese Verkürzung betrug bei einer Kürbisranke fast ein Drittel der ursprünglichen Länge.

Aehnliche Längenänderungen der convexen und concaven Seite beobachtet man bei der spontanen Einrollung, sowie an dem zwischen Stütze und Rankenbasis liegenden eingerollten Stück befestigter Ranken; da in diesen Fällen das Wachsthum der ganzen Ranke kurz vorher gewöhnlich gering ist, so ist hier auch die Verkürzung der concaven Seite eine sehr allgemeine Erscheinung (de Vries).

Die Gesammtheit dieser und mancher hier nicht beschriebenen Erscheinungen führt zu dem Resultat, dass durch den Druck der Stütze das Längenwachsthum der nicht berührten Seite gesteigert wird; diese drückt die berührte Seite hinüber, und bei der nun folgenden Krümmung wird die concave Seite zusammengedrückt, am Wachsthum verhindert oder geradezu verkürzt. Dass dabei zugleich eine Erschlaffung des Parenchyms der berührten Seite (durch Wasserabgabe an das

Parenchym der Oberseite und eine entsprechende elastische Contraction ihrer Zellwände mitwirkt, ist mir wahrscheinlich; wenigstens scheint nur so die Verkürzung der berührten Seite bei schon langsam wachsenden Ranken erklärlich. In welcher Weise nun aber der leise Druck eines leichten Fadens oder der Druck der nutirenden Ranke auf eine Stütze diese Wachsthumsveränderungen nicht nur an der berührten Stelle, sondern der ganzen Ranke entlang bewirkt, bleibt einstweilen ganz unbekannt.

Die spontane Einrollung nicht an Stützen befestigter Ranken wird wohl nur dadurch bewirkt, dass die Oberseite noch einige Zeit lang sich verlängert, nachdem die Unterseite bereits zu wachsen aufgehört hat; die Zellen der fortwachsenden Oberseite entziehen wahrscheinlich (ähnlich wie die inneren Markschichten den äusseren, vergl. p. 776) denen der Unterseite einen Theil ihres Wassers, wobei diese sich verkürzen muss, während jene sich verlängert.

Ohne auf die zahlreichen Fragen rein mechanischer Natur, welche sich an die Krümmungen der Ranken knüpfen, näher einzugehen, soll hier nur darauf hingewiesen werden, warum dicke Ranken nicht im Stande sind, sehr dünne Stützen zu umwinden. Vergleicht man Ranken, von denen die eine um eine dünnere, die andere um eine dickere Stüze gewunden ist, so leuchtet ein, dass bei jener die procentische Längendifferenz der Aussen- und Innenseite eine grössere sein muss als bei dieser; vergleicht man eine dicke und eine dünne Ranke, die um gleich dicke Stützen gewunden sind, so wird die procentische Längendifferenz der Aussen- und Innenseite bei der dicken grösser sein als bei der dünnen; denkt man sich nun die Stütze immer dünner werdend, so wird die procentische Längendifferenz für die dicke Ranke rascher wachsen als für die dünne, und es kommt nun darauf an, ob überhaupt das Längenwachsthum der beiden Rankenseiten jeden beliebigen Werth erreichen kann oder nicht. Die durch ungleiches Wachsthum erreichbare Längendifferenz der beiden Rankenseiten hat in der That ihre Grenze, wie die Erfahrung zeigt. Die dünnen Ranken von Passiflora gracilis winden sich fest um dünnen Seidenzwirn, die dicken Ranken von Vitis dagegen winden sich nur um Stützen, die wenigstens 2—3 Mm. dick sind. Die am stärksten gekrümmte Weinranke, welche ich auffinden konnte, hatte sich um eine 3,5 Mm. dicke Stütze festgewunden und zwar nur in einer fast kreisförmigen Windung; die mittlere Dicke der Ranke an dieser Stelle war 3 Mm. Die concave Seite eines Umgangs war daher nahezu 11 Mm., die convexe äussere Seite nahezu 29 Mm. lang, das Längenverhältniss beider Seiten also nahezu 1 : 2,6; wollte man dagegen dieser 3 Mm. dicken Ranke zumuthen, sich um eine nur 0,5 Mm. dicke Stütze zu winden, so hätte dann ein fast kreisförmiger Umlauf derselben auf der concaven Seite nur die Länge von 1,6 Mm., auf der convexen die Länge von 20,4 Mm.: die beiden Seiten würden sich also wie 1 : 13 verhalten müssen, und es scheint nicht, dass so betächtliche Längendifferenzen der beiden Seiten einer Ranke durch Wachsthum möglich sind. Wäre dagegen die Aufgabe, sich um eine 0,5 Mm. dicke Stütze fest und in einer fast kreisförmigen Umschlingung zu winden, einer Ranke gestellt, die selbst nur 0,5 Mm. dick ist, so wäre nur erforderlich, dass die Innenseite eines Umgangs = 1,6 Mm., die Aussenseite 4,7 Mm. lang wäre, dass somit das Längenverhältniss von Innen- und Aussenseite wie 1 : 3 wäre.

Damit eine Ranke an ihrer Stütze fest hänge, genügt es nicht, dass ihre Windungen der Stütze einfach anliegen; sie müssen sich ihr vielmehr fest an-

pressen. Dass dies wirklich geschieht, zeigt sich, wenn man Ranken sich um glatte Stützen winden lässt und diese dann herauszieht, wobei die Windungen ihren Durchmesser sofort verengern und ihre Zahl vermehren (de Vries). Diese Thatsache zeigt zugleich, dass die durch Berührung einer Stütze gereizte Ranke bestrebt ist, eine Krümmung zu machen, deren Krümmungsradius kleiner ist als der der Stütze, vorausgesetzt, dass die Stütze nicht allzu dünn, die Ranke nicht allzu dick ist.

Sehr instructiv in Betreff des Druckes, den die Rankenwindungen auf die Stütze ausüben, sind solche Fälle, wo dünne Blätter von kräftigen Ranken umschlungen und dabei zusammengedrückt, gefaltet werden.

Das im Vorstehenden Mitgetheilte soll den Anfänger nur auf die wichtigeren mechanischen Verhältnisse hinweisen, die bei dem Schlingen der Ranken in Betracht kommen; die an ausserordentlich merkwürdigen Anpassungen reiche Biologie der Ranken- wie der Schling-Pflanzen kann hier nicht ausführlich dargestellt werden; in dieser Beziehung wird der Leser in Darwin's genannter Abhandlung ein reiches Material schöner Beobachtungen geistvoll dargestellt finden.

Da die biologische Aufgabe der Ranken darin besteht, Stützen (d. h. meist andere Pflanzen) zu fassen und die dünnstengeligen Rankenpflanzen emporklettern zu lassen, so kommt es vor Allem darauf an, die Ranken mit Stützen in Berührung zu bringen; dies geschieht meist in wunderbar vollkommener Weise dadurch, dass zur Zeit ihrer Reizbarkeit nicht nur die Ranken selbst, sondern auch die sie tragenden Sprossgipfel kreisende Nutation besitzen, wodurch erzielt wird, dass jedes als Stütze brauchbare Object, welches sich irgendwo innerhalb des von der Ranke erreichbaren Raumes vorfindet, auch fast mit Sicherheit mit ihr in Berührung kommt. Der die Ranken tragende Sprossgipfel beschreibt meist elliptische aufsteigende Spirallinien, deren Umläufe in 1—5 Stunden vollendet werden. Wie den schlingenden Stämmen wäre auch den Ranken ein kräftiger positiver Heliotropismus, der sie von den Stützen oft entfernen würde, schädlich. Manche scheinen in der That nicht heliotropisch (Pisum nach Darwin), bei anderen macht sich ein schwacher positiver Heliotropismus dadurch geltend, dass die kreisende Nutationsbewegung zum Licht hin rascher erfolgt als von diesem weg. Manche Ranken, wie in besonders ausgezeichneter Weise die von Ampelopsis hederacea und Bignonia capreolata, haben die wunderbare Fähigkeit, an ihren Zweigspitzen, wenn diese mit harten Körpern längere Zeit in Berührung sind, breite Gewebepolster zu entwickeln, die sich wie Saugnäpfe an rauhe Oberflächen anlegen und es so möglich machen, dass die genannten Pflanzen an senkrechten Wänden, wo sie keine dünnen umwindbaren Stützen finden, emporklettern. In diesem Falle kommt es offenbar darauf an, dass die Ranken sich nach der als Stütze dienenden Wand hinwenden, um sich an dieser befestigen zu können, und dies wird durch negativen Heliotropismus erreicht, der die Ranken nach der durch die Belaubung beschatteten Wand hintreibt, wo sie nun vermöge ihrer Nutationen verschiedene, man möchte sagen, tastende Bewegungen ausführen, auf den Oberflächen hingleiten, sich in Vertiefungen und Ritzen mit Vorliebe einsenken und nun ihre Haftscheiben entwickeln.

§ 26. **Bewegungen wachsender Laubblätter und Blüthentheile durch Licht- und Temperaturschwankungen**[1]. In den vorhergehenden Paragraphen lernten wir Krümmungsbewegungen wachsender Organe kennen, welche bei *constanten äusseren* Bedingungen eintreten, also wesentlich

1) Pfeffer: Physiologische Untersuchungen. Leipzig 1873, p. 161 und Sitzungsber. der Ges. zur Beförd. der ges. Naturwiss. zu Marburg 1873, No. 1. — Batalin: Flora 1873, No. 28, 29. — In diesen Abhandlungen findet man die ältere Literatur ausführlich nachgewiesen. Einiges im Text Gesagte nach neuesten brieflichen Mittheilungen Pfeffer's.

dadurch veranlasst werden, dass aus rein inneren Ursachen das Längenwachsthum bald der einen, bald der anderen Seite des Organs überwiegt; diese Bewegungen wurden als spontane Nutationen bezeichnet. Unter den mit spontaner Nutation begabten Organen fanden wir die Ranken dadurch ausgezeichnet, dass sie auf der einen Seite für Berührung empfindlich sind und durch geringen Druck einer Stütze das Längenwachsthum der freien Seite verstärkt, das der berührten sehr beeinträchtigt wird. Viele im Wachsen begriffene Laubblätter und Blüthentheile, gleich den Ranken von bilateraler Structur, werden dagegen durch Schwankungen der Temperatur und der Lichtintensität zu Krümmungen gereizt, indem dadurch das Längenwachsthum bald der einen, bald der anderen Seite beschleunigt oder retardirt wird.

Nicht alle im Wachsen begriffenen Laubblätter und Blüthen sind für meteorische Einflüsse reizbar; vielmehr finden sich unter nahe verwandten Pflanzen die einen mit dieser Eigenschaft begabt die anderen nicht. Von wachsenden Laubblättern z. B. nennt Pfeffer neben den sehr empfindlichen von Impatiens nolitangere auch die der Chenopodieen, Atripliceen, Solaneen, Mimulus tigrinus, Mirabilis Jalappa, Silene und Alsine-Arten, manche Compositen, denen Batalin noch Malva rotundifolia, Oenothera sp., Portulacca oleracea, Linum grandiflorum, Stellaria media, Gnaphalium uliginosum, verschiedene Polygonum-Arten, Senecio vulgaris, Sida Napaea, Rumex Hydrolapathum, Ipomaea purpurea und Brassica oleracea beifügt, denen aber bei weiterer Beobachtung gewiss noch viele andere anzureihen sein werden. Die Bewegungen dieser Laubblätter werden nicht durch besonders geformte Organe vermittelt, sondern der Blattstiel und der untere Theil der Spreite sind es, welche sich durch meteorische Einflüsse aufwärts oder abwärts krümmen, indem je nach Umständen das Längenwachsthum der Unter- oder der Oberseite dadurch beschleunigt wird. Die Art des Antagonismus der beiden Seiten des bilateralen Organs ist aber bei verschiedenen Species entgegengesetzt: bei einigen nämlich erheben sich die Blätter Nachts, so bei Chenopodium, Brassica, Polygonum aviculare, Stellaria, Linum; bei andern senken sie sich; so bei verschiedenen Arten von Impatiens, bei Polygonum Convolvulus, Sida Napaea. Die Amplitude dieser mit dem Wechsel von Tag und Nacht wechselnden Krümmungen scheint mit der erst steigenden dann sinkenden Geschwindigkeit ihres Wachsthums zu- und abzunehmen. »Die jungen Blätter, sagt Batalin, bringen die stärksten Krümmungen hervor, die z. B. bei Chenopodium, Stellaria so weit gehen, dass bei Nacht die jungen Blättchen ausserordentlich grosse Knospen bilden; die älteren biegen sich ein wenig, die ältesten gar nicht.«

Von den Blüthentheilen sind es besonders die Blumenblätter und die Röhren mancher gamopetaler Blüthen, deren Bewegungen die Aufmerksamkeit auf sich gezogen haben, während bei Staubfäden und Griffeln Bewegungen, welche in diese Kategorie gehören, noch nicht sicher bekannt sind. Die Bewegung besteht darin, dass sich die Blumenblätter oder Corollenzipfel zu gewissen Tageszeiten nach aussen, zu anderen nach innen krümmen, so also, dass die Blumen sich im gewöhnlichen Lauf der Natur täglich einmal öffnen und schliessen; ersteres geschieht gewöhnlich am Morgen, oder doch am Tage bei steigender Lichtintensität und Temperatur, das Schliessen am Abend bei abnehmender Lichtintensität und Temperatur; doch kommt hin und wieder auch das entgegengesetzte Verhalten vor. Bei den Compositen findet durch die Bewegungen der Einzelblüthen

eines Köpfchens nicht sowohl ein Oeffnen und Schliessen dieser, als vielmehr des ganzen Blüthenköpfchens statt. — Unter der sehr grossen Zahl beweglicher Blumen sind als näher untersucht besonders folgende zu nennen: Crocus, Tulipa, Colchicum, Ornithogalum, Anemone, Ranunculus, Nymphaea, Malope, viele Compositen, zumal Taraxacum, Leontodon, Scorzonera, Hieracium, Calendula, Venidium, Bellis u. a. — Wie bei den Laubblättern sind es auch hier nicht besonders geformte Organe, sondern gewisse, längere Zeit im Wachsthum verharrende Theile der Corolle, welche durch meteorische Einflüsse zu stärkerem Wachsthum bald der Ober- bald der Unterseite (Innen- und Aussenseite) und somit zum Oeffnen und Schliessen der Blüthe veranlasst werden. Die beugungsfähige Stelle liegt gewöhnlich in der basalen Hälfte der Blumenblätter, bei Oxalis rosea über der Mitte derselben; unter den Compositen mit Zungenblüthen finden sich solche, deren bewegliche Zone dicht über der Blumenröhre an der Basis der zungenförmigen Corolle liegt (Venidium, Bellis, Calendula), während bei anderen, wie Taraxacum, Leontodon u. a. die Blumenröhre selbst die Krümmungen ausführt; in beiden Fällen ist das Centrum des Blüthenkopfes auch das Centrum der Bewegungen, welche in radialen Ebenen nach aussen und innen stattfinden.

In dieser Beziehung stimmen überhaupt alle hier betrachteten Bewegungen überein, insofern die Krümmungsebene des meteorisch beeinflussten Organs (Laubblatt, Blüthenblatt, Blumenröhre) mit der Medianebene desselben, welche auch zugleich die Symmetrieebene ist, zusammenfällt, eben weil es die beiden verschiedenen Seiten des Organs, die Hinter- und Vorderseite sind, deren verschiedenes Verhalten gegen Licht- und Temperaturänderungen die Krümmungen bewirken.

Was nun die Mechanik der durch Temperatur- und Lichtschwankungen bewirkten Bewegungen betrifft, so lassen sich aus den ausführlichen Untersuchungen Pfeffer's und einigen Angaben Batalin's zunächst folgende Sätze ableiten.

1) Von den im folgenden Capitel zu beschreibenden periodischen und Reizbewegungen der mit besonderen Bewegungsorganen ausgestatteten Blätter, unterscheiden sich die hier betrachteten zunächst und wesentlich dadurch, dass sie nur während des Wachsthums stattfinden, mit dem Erlöschen desselben aufhören.

2) Sie werden dadurch hervorgerufen, dass jede Steigerung der Temperatur oder der Lichtintensität (innerhalb gewisser Grenzen) ein überwiegendes Wachsthum der Innenseite (Oberseite) des Organs bewirkt, während bei abnehmender Lichtintensität und Temperatur das Wachsthum der Aussenseite das der Innenseite überwiegt. Im ersten Falle findet daher eine Krümmung mit Convexität auf der Innenseite (Oeffnungsbewegung), im zweiten eine solche mit Convexität auf der Aussenseite (Schliessungsbewegung) statt[1]. Dies natürlich nur in den Fällen, wo die Tagstellung der Organe die offene ist; wo das Gegentheil stattfindet; haben die meteorischen Einflüsse betreffs der Innen- und Aussenseite die entgegengesetzten Wirkungen.

---

1) Um die Ausdrücke Oeffnen und Schliessen auch für die Laubblätter verwendbar zu finden, denke man sich dieselben an kurzer Axe oder an der Knospe.

3) Die Krümmungen der meteorisch reizbaren, wachsenden Organe werden also nicht wie die der ausgewachsenen Bewegungsorgane durch abwechselnde Ausdehnungen und Contractionen des Gewebes, sondern durch abwechselnd stärkeres Wachsen (Verlängerung) der einen und anderen Seite hervorgebracht, so dass das Organ während seiner Bewegungen auch immerfort an Gesammtlänge zunimmt. Dadurch ist jedoch nicht ausgeschlossen, dass die concav werdende Seite zeitweilig eine geringe Verkürzung erfährt, ähnlich wie bei den wachsenden Ranken und den geotropisch gekrümmten Stengeln und Grasknoten.

4) Manche der hier betrachteten Organe sind vorwiegend für Temperaturänderungen, andere mehr für Lichtschwankungen empfindlich; manche reagiren auf sehr geringe Schwankungen, andere sind überhaupt weniger empfindlich und bilden so den Uebergang zu solchen Laubblättern und Blüthen, die überhaupt keine derartigen Bewegungen zeigen. Bei manchen wirkt jede Temperatur- und Lichtschwankung sofort, bei anderen erst dann, wenn seit der letzten Bewegung eine längere Zeit verflossen ist.

5) Aus den unter 4 genannten Verschiedenheiten wird im Allgemeinen ersichtlich, warum manche Blüthen (und Laubblätter) sich bereits am frühen Morgen, andere erst zu späteren Tagesstunden sich öffnen, warum manche auf jeden Witterungswechsel reagiren, andere die Tagesperiode mit grösserer Strenge festhalten.

Fragen wir endlich nach der biologischen Bedeutung dieser Erscheinungen für den Haushalt der betreffenden Pflanzen, so lässt sich einstweilen für die Bewegungen der Laubblätter eine solche mit Bestimmtheit nicht angeben; das Oeffnen und Schliessen der Blüthen dagegen steht offenbar im Zusammenhang mit dem Bestäubungsgeschäft, insofern die am Tage sich öffnenden Blüthen von fliegenden Insecten besucht werden, welche die Bestäubung vermitteln, während das Schliessen der Blumen am Abend und bei Einbruch kalten und feuchten Wetters auch am Tage, zum Schutz des Pollens in den Antheren beiträgt. Wie zahlreiche andere derartige nützliche oder zweckmässige Einrichtungen werden auch diese durch die Darwin'sche Theorie leicht verständlich, da sie auf weiterer Ausbildung solcher Eigenschaften beruhen, welche auch bei anderen, verwandten Pflanzen vorkommen, dort aber noch wenig entwickelt und nicht mit den entsprechenden Nebeneinrichtungen versehen sind.

a) Das wichtigste Ergebniss von Pfeffer's neueren Untersuchungen liegt ohne Zweifel in dem Nachweis der Thatsache, dass diese Bewegungen auf Veränderungen des Wachsthums, nicht aber auf wechselnder Ausdehnung und Contraction des Gewebes beruhen, wie man früher glaubte. Dadurch sind wir genöthigt, diese Bewegungen von denen ausgewachsener besonders geformter Organe zu trennen und sie den heliotropischen, geotropischen Krümmungen und Rankenbewegungen anzureihen. Anderseits ist aber auch nicht zu übersehen, dass alle diejenigen äusseren und inneren Ursachen, welche die Turgescenz der Gewebemassen erhöhen oder vermindern, auch das Wachsthum verstärken oder hindern müssen; daraus folgt aber, dass dieselben Ursachen, welche die Spannungszustände der ausgewachsenen Organe in Bewegungen umsetzen, auch geeignet sind das Wachsthum der nicht ausgewachsenen Organe zu verändern, und wenn dies auf entgegengesetzten Seiten bilateraler Organe in verschiedener Weise geschieht, Bewegungen durch Wachsthum zu veranlassen. Man konnte nun aus diesem Grunde verlangen, dass sämmtliche Krümmungsbewegungen, die hier und im folgenden Capitel behandelt werden, eine gemeinsame Behandlung erführen; auch stimme ich dieser Forderung, soweit sie die Sache selbst betrifft,

durchaus zu; allein die Darstellung in einem Lehrbuch erheischt vor Allem Klarheit und Uebersichtlichkeit in der Eintheilung des zu behandelnden Stoffes und die wird, bei dem gegenwärtigen sehr lückenhaften Zustand unseres Wissens von den Krümmungsbewegungen zunächst noch am besten erzielt, wenn man die durch das Wachsthum vermittelten Bewegungen von den ohne Wachsthum veranlassten scharf trennt.

b) Betreffs der Laubblätter ist dem oben Gesagten noch Folgendes beizufügen. Um zu zeigen, dass mit jeder auf- und abwärtsgehenden Bewegung der Laubblätter von Chenopodium album eine Gesammtverlängerung verbunden ist, befestigte Batalin an der Spreitenbasis eines Blattes, unterhalb dessen der Stengel aufgehört hatte zu wachsen, einen 7—8 Ctm. langen Zeiger von Stroh, der seitwärts vom Blatt mit seiner Spitze eine berusste Papierfläche streifte und auf diesen seine Bewegungen zeichnete; es zeigte sich, dass die von der Zeigerspitze geschriebenen auf- und absteigenden Bogenlinien nicht auf einander fielen, sondern eine von Stengel sich entfernende auf- und absteigende Zickzacklinie darstellten.

Eine der gewöhnlichen Tagesperiode ähnliche Bewegung zeigen nach Pfeffer auch in constanter Finsterniss verweilende Laubblätter von Impatiens, Chenopodium, Nicotiana, Wigandia; jedoch dauert diese periodische Bewegung im Finstern nicht lange. Der Umstand, dass die Bewegung unter diesen Umständen das Zeitmaass der gewöhnlichen Periode, wie sie bei dem Wechsel von Tageshelligkeit und Nacht stattfindet, beibehält, spreche gegen die Annahme, dass sie aus rein inneren Ursachen erfolge, (eine »unabhängige« Periodicität bekunde); vielmehr nimmt Pfeffer für wahrscheinlich an, dass wir es hier mit einer Nachwirkung zu thun haben, welche auch in constanter Finsterniss noch diejenigen Bewegungen herbeiführt, die vorher durch den täglichen Wechsel von Licht und Dunkel bewirkt wurden. Auch bei dieser durch Nachwirkung hervorgebrachten Bewegung findet Wachsthum der entsprechenden Seite zu den ähnlichen Stunden statt. Ob ausserdem noch ganz spontane Nutationen in kürzerem Zeitmaass stattfinden, ist nicht sicher.

Pfeffer's handschriftlichen Mittheilungen entnehme ich ausserdem Folgendes: Verdunkelung beweglicher Blätter bewirkt eine Beschleunigung des Wachsthums auf beiden Seiten, ähnlich wie sie bei den Bewegungsorganen ausgewachsener Blätter (Mimosa, Papilionaceen) beiderseits grössere Turgescenz und Gewebespannung hervorruft. — Auf der concav werdenden Seite kann selbst eine geringe Verkürzung auftreten (also ähnlich wie bei der geotropischen Krümmung der Grasknoten und bei gereizten Ranken).

Die Fähigkeit der Blätter, auf Verdunkelung mit beschleunigtem Wachsthum zu antworten, wird durch die vorhergehende Beleuchtung erworben (»präparirt«), was jedoch unabhängig von der Assimilation geschieht; Blätter von Impatiens nolitangere führen nach einer 5 Minuten langen Beleuchtung schon eine merkliche, nach 10 Minuten eine ansehnliche Bewegung aus, wenn sie wieder verdunkelt werden. Dabei wird das Wachsthum durch den Act der Verdunkelung sehr ansehnlich beschleunigt, geht viel schneller als bei constanter Dunkelheit vor sich. Bei anderen Blättern (Siegesbeckia, Chenopodium) bedarf es längerer Insolation, um durch Verdunkelung Bewegung zu veranlassen. Auf jede durch Verdunkelung hervorgerufene Bewegung z. B. Senkung bei Impatiensblättern erfolgt nachher eine Hebung, also eine Art Rückschlag; diese Hebung erfolgt schneller am Licht.

Die Biegungsfestigkeit ändert sich bei Uebergang in Nachtstellung bei Impatiensblättern nicht wesentlich.

Eine frühmorgens um 3 Uhr veranlasste Temperatursteigerung beschleunigt bei Impatiens in merklicher, bei anderen meteorisch reizbaren Blättern (Chenopodium) in kaum auffallender Weise den Uebergang zur Tagstellung.

c) Blüthen. α) Die Messungen über das Wachsthum während der Krümmung führte Pfeffer vorwiegend an solchen Blüthen aus, welche durch geringe Temperaturschwankung zu jeder Zeit Bewegungen ausführen (siehe unten); besonders geeignet fand er Crocus, vernus und luteus, wo die krümmungsfähige Zone der sechs Perigontheile über ihrer Trennung von der Blumenröhre liegt, und etwa $^1/_4$—$^1/_6$ jedes Perigonzipfels einnimmt. Eine etwa

3 Mm. lange Strecke dieser Zone ist vorwiegend krümmungsfähig, von hier aus verliert sich diese Fähigkeit langsam nach oben und unten. An den beweglichsten Stellen wurden schwarze Puncte aufgetragen als Marken für die Messung, welche bei 80facher Vergrösserung vorgenommen wurde. Ein Theilstrich des Ocularmicrometers entsprach 0,0076 Mm. Als Beispiel diene folgende Tabelle:

Crocus vernus.
Längen des markirten Stückes;

| Geschlossen. | Geöffnet. |
|---|---|
| *auf der Aussenseite:* | |
| 214 Strich. | 214 Strich. |
| 217 - | 218 - |
| 187 - | 188 - |
| 209,5 - | 210 - |
| 196 - | 196 - |
| *auf der Innenseite:* | |
| 214,5 - | 220 - |
| 181 - | 185 - |
| 208 - | 210,5 - |
| 205 - | 212 - |
| 191,5 - | 196,5 - |

Im geschlossenen Zustand war die gemessene Stelle fast grade, im geöffneten concav nach aussen gekrümmt mit einem Bogen von 15—30 Mm.-Radius.

Diese und andere Messungen an Tulipa, Oxalis, Taraxacum, Leontodon, Venidium zeigen, dass diejenige Seite, nach welcher hin die Bewegung erfolgt, keine merkliche Verlängerung erfährt, während die Gegenseite sich beträchtlich verlängert.

Bei Crocus gelingt es, die Epidermis einer Seite abzuziehen und festzustellen, dass nun durch Temperaturschwankungen ganz gleichsinnige Bewegungen wie zuvor hervorgerufen werden; dies geschah selbst dann noch, wenn die Epidermis beider Seiten entfernt war. Die negative Spannung der Epidermis und deren Elasticität spielt aber bei der Bewegung nur eine untergeordnete Rolle.

Das Wachsthum der bewegungsfähigen Zone steht keineswegs vollkommen still, so lange die Blüthen keine Bewegung ausführen, schreitet vielmehr langsam und gleichmässig in beiden antagonistischen Hälften fort und kann in einer derselben durch Temperatur- oder Lichtschwankungen beschleunigt oder retardirt werden, was dann die Bewegung (Krümmung) zur Folge hat.

3) Die Wirkung der Temperaturschwankungen tritt bei manchen Blüthen, wie denen von Crocus und Tulipa zu jeder Zeit hervor; indem man sie bald in einen kälteren, bald in einen wärmeren Raum bringt, überzeugt man sich leicht, dass jeder Temperatursteigerung eine Oeffnungsbewegung, jeder Abkühlung eine Schliessbewegung folgt. Pfeffer konnte so eine Crocusblüthe an einem Tage 8mal sich öffnen und schliessen lassen; jedoch ist die Oeffnung energischer, wenn die Blüthe längere Zeit geschlossen war und umgekehrt. Besonders empfindliche Crocusblüthen können durch eine Schwankung von 5° C. schon in 8 Minuten sich völlig öffnen oder schliessen; bei Schwankung von 12 zu 22° C. erfolgte dies sogar in 3 Minuten; Eintauchen in warmes oder kaltes Wasser bewirkt dieselben Bewegungen. Crocusblüthen sind aber, wie man durch geeignete Vorrichtungen sieht, auch schon für eine Temperaturschwankung von 1/2° C. empfindlich. Tulpenblüthen sind nicht so empfindlich, doch reagiren sie bereits auf Schwankungen von 2° C. Einer Umkehrung der Temperaturschwankung folgt nicht sofort die Umkehr der Bewegung, diese dauert noch eine Zeit fort, bevor sie dem neuen Reiz entsprechend umkehrt. Die untere Temperaturgrenze bei welcher Temperaturschwankungen noch Bewegung veranlassen, liegt nach Pfeffer für Crocus oberhalb 8° C.; die Blüthen von Leontodon hastilis, Hieracium vulgatum, Scorzonera hispanica, Oxalis rosea öffnen sich

zwischen 8 und 10° C., während sie zwischen 1 und 3° C. auch am Licht geschlossen bleiben.

Bei Ueberschreitung eines gewissen Temperaturmaximums beginnt bei Crocus und Tulipa eine partielle Schliessung, nachdem vorher mit steigender Temperatur die Oeffnung immer bedeutender geworden war, Erscheinungen, welche durch § 19 verständlich werden.

Nach Crocus und Tulipa nennt Pfeffer als sehr empfindlich für Temperaturschwankungen zunächst die Blüthen von Adonis vernalis, Ornithogalum umbellatum, Colchicum autumnale; minder sind es die von Ficaria ranunculoides, Anemone nemorosa, Malope trifida, welche alle durch Temperaturschwankung zu jeder Tageszeit Bewegungen machen, jedoch um so energischer, je längere Zeit seit der letzten Bewegung verstrichen ist. Letzteres tritt viel auffallender hervor bei Nymphaea alba, Oxalis rosea und valdiviana, Mesembryanthemum tricolorum und echinatum und an allen beweglichen Compositenblüthen. Sind diese Abends geschlossen, dann bringt Temperaturerhöhung von 10 auf 28° C. kaum eine Oeffnungsbewegung hervor; des Morgens dagegen bewirkt Erwärmung auch im Finstern eine Oeffnung der Blüthen.

γ) Lichtwirkung. Eine plötzliche Lichtentziehung vermag an geöffneten Blüthen eine Schliessungsbewegung hervorzurufen; so wurde bei Calendula officinalis, Leontodon hastilis, Venidium calendulaceum eine deutliche Schliessung beobachtet, als die im diffusen Licht völlig geöffneten Blüthen von Morgens 11—12 Uhr völlig verdunkelt wurden, wobei die Temperatur zwischen 19—20° C. schwankte; am Nachmittag nach längerer Beleuchtung ist die Schliessung nach plötzlicher Verdunkelung viel bedeutender. Ebenso zeigt sich bei Compositen und Oxalis, dass plötzliche Steigerung der Lichtintensität ein energischeres Oeffnen bewirkt, wenn die Blüthen vorher längere Zeit verdunkelt waren. Auch hier wie bei der Temperaturwirkung reagirt also das bewegliche Organ um so energischer, je längere Zeit seit der letzten Bewegung durch entgegengesetzten Reiz verstrichen ist.

Nur Verdunkelung beschleunigt (nach Pfeffer) das Wachsthum, aber in einem der beiden antagonistischen Gewebecomplexe (dem inneren bedarf es längerer Zeit, ehe die Beschleunigung eine ansehnliche wird; zugleich wird diese Seite durch die andere comprimirt.

Wie bei den Laubblättern findet auch bei den meteorisch beweglichen, für Lichtschwankung empfindlichen Blüthen nach Pfeffer's briefl. Mittheilungen eine Nachwirkung der Art statt, dass sich in constanter Finsterniss die durch den früheren Wechsel von Tag und Nacht veranlasste Tagesperiode der Bewegung noch einige Zeit fortsetzt. So z. B. bei Tolpis barbata. Bellis perennis schlägt seine zungenförmigen Randblüthen im August (am Südfenster) Morgens um 7—8 Uhr nach aussen, schliesst sich Abends zwischen 5—6 Uhr. Bei Lichtabschluss macht sich der Beginn des Oeffnens 1—2 Stunden später bemerklich; des Nachts erfolgte jedoch nur ein geringes Schliessen. Taraxacum officinale, Leontodon hastilis und Barkhausia rubra, Abends in einen finsteren Raum gestellt und später darin belassen, öffneten sich am folgenden Tage bis zur Hälfte und blieben dann auch Nachts theilweise geöffnet, des anderen Tags war die Bewegung noch viel geringer. Diese Bewegungen konnten nicht durch Temperaturschwankungen hervorgebracht sein.

δ) Die verschiedene Empfindlichkeit der Blätter für Temperaturschwankungen einerseits, für Lichtschwankungen anderseits geht aus Pfeffer's Angaben hervor. Die für Temperaturschwankungen so sehr empfindlichen Blüthen von Crocus und Tulipa schliessen sich bei plötzlicher Verdunkelung und öffnen sich bei Beleuchtung, und zwar mit einer Energie, die im Stande ist, die Wirkung entgegengesetzter schwacher Temperaturreize zu überwinden. Dagegen sind stärkere Temperaturschwankungen im Stande, die durch Licht und Dunkelheit bewirkte Oeffnung oder Schliessung in ihr Gegentheil umzukehren. Bei Oxalis, Nymphaea alba, Taraxacum, Leontodon hastilis dagegen kann das am Abend eintretende Schliessen durch Erwärmung nicht aufgehoben werden und eben so wenig vermag am Morgen eine starke Abkühlung das Oeffnen zu hindern. Werden diese Bluthen jedoch während des Tags im Finstern geschlossen gehalten, so können sie Abends durch Tempe-

ratursteigerung geöffnet werden. Damit eine solche eine Oeffnung hervorrufen kann, muss also der entgegengesetzte Verdunkelungsreiz schon längere Zeit vorüber sein.

Die hier angedeuteten Verhältnisse erklären, warum manche Blüthen im Freien eine strenge Tagesperiode befolgen, während andere durch plötzlichen Witterungswechsel zu beliebiger Tageszeit sich schliessen oder öffnen.

Schliesslich ist noch zu erwähnen, dass manche Blüthen, ähnlich wie bei zu starker Erwärmung, auch bei zu starkem Licht sich schliessen; so bei Oxalis valdiviana, Calendula, Leontodon, Venidium u. a., wenn sie von directen Sonnenstrahlen getroffen werden. Doch ist wohl noch unentschieden, ob hier das Licht oder die Wärme wirkt.

5) Diese Erscheinungen an den meteorisch reizbaren Laubblättern und Blüthen auf einen kurzen Ausdruck zurückzuführen, ist gegenwärtig noch kaum thunlich, da es noch nicht gelingt, die durch die Reize ausgelösten inneren Veränderungen und zumal das gegenseitige Verhältniss der antagonistischen Gewebemassen zu durchschauen. Eine Frage von Gewicht wäre die, ob die Schwankungen der Temperatur und des Lichts jedesmal auf beide antagonistische Gewebeseiten in entgegengesetztem Sinne wirken, oder ob nicht vielleicht nur eine Seite allein reizbar ist, die nun ihrerseits Veränderungen erfährt, welche die andere Seite erst secundär beeinflussen, wie es bei den für Berührung reizbaren Mimosenpolstern und wahrscheinlich auch bei den sich wickelnden Ranken geschieht.

Als allgemeineres Ergebniss ist hervorzuheben, dass jede Temperatur- und jede Lichtschwankung um so energischer als Reiz wirkt, je längere Zeit (innerhalb gewisser Grenzen) seit dem Aufhören des letzten, entgegengesetzten Reizes verflossen ist. Man könnte die Sache auch so ausdrücken: durch jeden Licht- und Wärmereiz wird in dem wachsenden Organe eine Differenz der Ober- und Unterseite hervorgerufen, die sich später mehr und mehr ausgleicht; je weiter diese Ausgleichung fortgeschritten ist, desto leichter kann ein neuer Reiz wirken, d. h. eine neue Differenz der Zustände in Ober- und Unterseite, d. h. eine Bewegung oder Krümmung hervorrufen.

---

## Fünftes Kapitel.

# Periodische und Reizbewegungen ausgewachsener Organe (Bewegungsorgane).

§ 27. Einleitung. Die Mehrzahl der während des Wachsthums hervorgerufenen Bewegungen, wie die durch den Heliotropismus, Geotropismus, durch den Einfluss der Stützen auf Schlingpflanzen und Ranken bewirkten Krümmungen, führen zu neuen bleibenden Zuständen, indem eben das Wachsthum selbst verändert wird; nur wenn die Einwirkung während des Wachsthums eine bald vorübergehende ist, kann durch das fernere Wachsthum selbst die heliotropische oder geotropische, oder Reizkrümmung (der Ranken) wieder verwischt werden; während dieser Vorgänge geht das Organ seiner definitiven Ausbildung entgegen, die während des Wachsthums noch nicht reparirten Veränderungen werden dann bleibende, nicht mehr wegzuschaffende.

Ganz anders bei den hier zu besprechenden Veränderungen: diese werden an Organen hervorgerufen, deren Organisation zwar beendigt ist, aber verschiedene Zustände des Gewebes möglich macht, welche durch innere oder äussere Ursachen abwechselnd in einander übergehen.

Bei den während des Wachsens auftretenden Bewegungen ist die Gewebespannung nur insofern betheiligt, als jede Aenderung der letzteren auch auf das Wachsthum zurückwirken, dieses modificiren muss. die periodischen und Reizbewegungen, die wir hier zu besprechen haben, beruhen dagegen ganz und gar auf Aenderungen der Gewebespannung, die hier, abweichend von anderen Organen, gerade im vollkommen ausgewachsenen Zustand ihre grösste Entwickelung erreicht: diese Aenderungen der Gewebespannung aber führen hier nicht zu neuen bleibenden Zuständen, sondern sie sind reparirbar, jede Aenderung wird, so lange sie nicht mit einer Beschädigung der Structur verbunden ist, wieder in den vorigen Zustand zurückgeführt.

Gegen diese Unterscheidung der Bewegungen, je nachdem sie an wachsenden oder an ausgewachsenen Organen eintreten, könnte man verschiedene Einwände erheben. Man könnte zunächst geltend machen, dass die Bewegungsorgane anfangen reizbar zu sein und periodische Bewegungen zu machen, während sie noch im Wachsen begriffen sind; dagegen ist jedoch hervorzuheben, dass hier die Beweglichkeit das Wachsthum überdauert, erst nach Vollendung desselben zu voller Kraft gelangt, während sie bei den im vorigen Kapitel betrachteten Organen mit dem Wachsthum aufhört. — Man könnte ferner einwenden, dass die hier zu betrachtenden Bewegungsorgane im Grunde gar nicht ausgewachsen seien zu der Zeit, wo sie ganz vorwiegend reizbar und periodisch beweglich sind: denn sie sind in diesem Zustand noch fähig, geotropische und heliotropische Krümmungen zu machen; beides beobachtete ich z. B. an den Bewegungsorganen von Phaseolus und den reizbaren Filamenten der Cynareen; heliotropische und geotropische Krümmungen sind aber mit Wachsthum verbunden. Dagegen ist nun aber einzuwenden, 1) dass die hier zu betrachtenden periodischen und Reizbewegungen eben nicht vom Wachsthum abhängen, sondern durch abwechselnde Contraction und Dilatation der Zellen vermittelt werden; 2) dass auch andere Organe, welche unter normalen Verhältnissen aufgehört haben zu wachsen, im Stande sind, unter abnormen Bedingungen ihr Wachsthum wieder aufzunehmen. Ein derartiges Verhalten fanden wir schon bei den Grasknoten, welche, nachdem sie im aufrechten Stand aufgehört haben, sich zu verlängern, dennoch kräftige geotropische Krümmungen machen, wenn sie horizontal gelegt werden, indem sie dann auf der Unterseite sehr stark wachsen. Eine ähnliche Fähigkeit besitzen offenbar die periodisch beweglichen und reizbaren Organe: nachdem sie unter normalen Verhältnissen bereits aufgehört haben zu wachsen, sind sie nicht nur periodisch beweglich und reizbar, sondern sie sind auch im Stande, jetzt unter abnormen Bedingungen von Neuem zu wachsen: solche abnorme Bedingungen treten aber ein, wenn diese Organe einseitig beleuchtet oder in eine gegen den Horizont ungewohnte Lage gebracht werden, wobei dann Heliotropismus und Geotropismus sich geltend macht.

Nachdem wir die Unterscheidung der beweglichen Organe in wachsende und ausgewachsene hinreichend hervorgehoben, muss nun aber auch auf die bestehende Uebereinstimmung beider hingewiesen werden. Diese tritt zunächst in der Thatsache hervor, dass sich für jede Kategorie von Bewegungen, welche wir an den ausgewachsenen eigentlichen Bewegungsorganen finden, auch eine analoge Kategorie von Bewegungen an wachsenden Organen anführen lässt; so entsprechen den spontan periodischen Bewegungen der ersteren die spontanen Nutationen

wachsender Stengel, Ranken, Laubblätter und Blumen; die Temperatur- und Lichtschwankungen, welche auf jene als Bewegungsreize wirken, indem sie die Turgescenz der Gewebe vermindern oder steigern, wirken auch auf viele wachsende Laubblätter und Blumen öffnend oder schliessend, indem sie das Wachsthum der einen oder anderen Seite fördern; den für Berührung reizbaren ausgewachsenen Bewegungsorganen der Mimosen, Oxalideen und Cynareen entsprechen endlich die für Druck empfindlichen wachsenden Ranken und Wurzeln.

Schon diese Nebeneinanderstellung weist daraufhin, dass dieselben Ursachen, welche an ausgewachsenen Bewegungsorganen Contractionen und Dilatationen der Zellen durch Aenderung der Turgescenz hervorrufen, auch im Stande sind, an wachsenden Organen das Wachsthum entweder zu hindern oder zu befördern. Der innere Zusammenhang wird aber klar, wenn man das § 14 über die Ursachen des Wachsthums Gesagte mit dem vergleicht, was über die Ursachen der periodischen und Reizbewegungen im Folgenden mitgetheilt wird. Nach der von mir aufgestellten Theorie ist eine wesentliche Bedingung des Wachsens der Zelle der hydrostatische Druck, den der durch Endosmose sich mehrende Zellsaft auf die dehnbare Haut ausübt; indem die so gedehnte Haut neue Substanz zwischen ihre Moleküle einlagert, wächst sie, und das Wachsthum ist insofern eine beständige Ueberschreitung der Elasticitätsgrenze der gedehnten wachsenden Haut; jede Ursache, welche die Turgescenz der Zelle steigert, wird ihr Wachsthum fördern, jede, die sie hindert, wird ihr Wachsthum verlangsamen können; wirken diese Ursachen verschieden stark auf verschiedenen Seiten eines wachsenden Organs, so wird dieses entsprechende Krümmungen erfahren. Wirken dieselben Ursachen nun aber auf Gewebecomplexe ein, deren Zellhäute ausgewachsen, in diesem Zustand aber sehr dehnbar und zugleich sehr vollkommen elastisch sind, so wird jede Steigerung der Turgescenz eine Volumenvermehrung, jede Minderung eine elastische Contraction der Zellcomplexe bewirken und so durch Schwankungen des Turgors auf den verschiedenen Seiten eines Organs abwechselnde Krümmung entstehen. Die Ursachen, welche die Turgescenz der wachsenden Zellen verändern, können genau dieselben sein, wie die, welche die Turgescenz der ausgewachsenen ändern; nur wird im ersten Fall jede Turgescenzänderung eine bleibende Volumenänderung der betreffenden Zellen durch Wachsthum veranlassen, im zweiten Fall aber nur eine vorübergehende, die durch entgegengesetzte Turgescenzänderung beseitigt werden kann. Es leuchtet daher auch ein, dass das Studium der Bewegungserscheinungen geeignet ist, die mechanische Theorie des Wachsens zu fördern und umgekehrt.

§ 28. **Uebersicht der Erscheinungen an periodisch beweglichen und reizbaren Organen.** Alle bis jetzt bekannt gewordenen Organe dieser Kategorie sind im morphologischen Sinne Blattgebilde, z. Th. echte grüne Laubblätter, theils Blumenblätter, nicht selten Staubgefässe und zuweilen Theile von Carpellen (Griffel oder Narben). Ihrer äusseren Form nach sind die beweglichen, krümmungsfähigen Theile dieser Blätter jedoch gewöhnlich nicht flach ausgebreitet, sondern mehr oder minder dem Stielrunden genähert, fadenförmig oder wulstartig. Bezüglich ihrer anatomischen Structur stimmen ferner alle hierher gehörigen Organe darin überein, dass eine sehr saftige Parenchymmasse einen axilen, oder einige wenige neben einander hinlaufende Fibrovasalstränge umhüllt, deren Elementargebilde nur wenig oder gar nicht verholzen, daher geschmeidig

und biegsam bleiben, was für die Möglichkeit der Bewegung maassgebend ist; denn diese besteht in auf- und abwärts gerichteten Krümmungen, meist in der Medianebene des Organs, wobei der Fibrovasalstrang die neutrale Axe der Krümmung in sich aufnimmt (dies gilt auch für Dionaea, wenn man nicht das ganze Blatt, sondern nur die beweglichen Lappen in Betracht zieht). Der den Fibrovasalstrang umhüllende, oft wulst- oder polsterartig erscheinende Parenchymmantel enthält in seinen peripherischen Schichten gewöhnlich keine oder sehr kleine, in seinen inneren Lagen, zumal in der unmittelbaren Umgebung des Stranges, meist grössere luftführende Intercellularräume, die (nach Angaben von Morren, Unger und Pfeffer nur bei den reizbaren Staubfäden von Berberis und Mahonia fehlen. Die Spannung dieser Gewebeschichten ist gewöhnlich eine sehr beträchtliche, verursacht durch den starken Turgor der parenchymatischen Zellen einer- und durch die Elasticität des axilen Stranges sowie der Epidermis andererseits. Soweit die Beobachtungen, zumal an den grösseren Bewegungsorganen, reichen, ist das Ausdehnungsstreben in den mittleren Parenchymlagen zwischen Epidermis und axilem Strang am stärksten, der elastische Widerstand der Epidermis aber geringer als der des axilen Stranges.

Betrachten wir nun die Art der Bewegungen bezüglich der Ursachen, durch welche sie unmittelbar hervorgerufen werden, so können wir nach dem jetzigen Stand unserer Kenntniss drei Kategorien unterscheiden, nämlich:

1) Solche periodische Bewegungen, welche ausschliesslich durch innere Ursachen ausgelöst werden, ohne dass dabei merkliche äussere Anstösse irgend welcher Art mitwirken; ich will diese Bewegungen als die autonomen oder spontanen bezeichnen.

2) Die spontan beweglichen Laubblätter sind ausserdem für Schwankungen der Lichtintensität in der Art empfindlich (reizbar), dass innerhalb gewisser Grenzen jede Steigerung der Lichtintensität diejenige Krümmung der Bewegungsorgane bewirkt, welche den Blättern die ausgebreitete, völlig entfaltete Stellung giebt, während jede Verminderung der Lichtintensität die entgegengesetzte Krümmung hervorruft, wo die Blätter sich zusammenlegen; die ausgebreitete Stellung wird als die des Wachens oder als Tagstellung, die andere als die Schlaf- oder Nachtstellung bezeichnet. Vermöge der genannten Reizbarkeit für Licht- und Temperaturschwankungen machen derartige Organe bei dem Wechsel von Tag und Nacht periodische Bewegungen, welche man, als durch äussere Ursachen veranlasst, von den autonomen, durch innere Ursachen veranlassten, streng zu unterscheiden hat, und zwar um so mehr, als beiderlei Bewegungen gewöhnlich an denselben Organen vorkommen und sich in verschiedener Weise combiniren[1]. In dieser Empfindlichkeit für Lichtschwankungen verhalten sich also diese ausgewachsenen Organe den in § 26 beschriebenen wachsenden ähnlich; ob dies in gleicher Weise auch für Temperaturschwankungen gilt, ist noch nicht hinreichend untersucht.

3) Eine geringere Zahl periodisch beweglicher Laubblätter, ausserdem manche Sexualorgane, welche keine periodischen Bewegungen zeigen, sind für

---

1) Diese theilweise auf längst bekannte Thatsachen gestutzte Unterscheidung, welche fur eine klare Einsicht durchaus nöthig ist, habe ich zuerst in der Flora 1863 in dem Aufsatz: »Ueber die verschiedenen Starrezustände periodisch beweglicher und reizbarer Pflanzenorgane« begründet.

Berührung oder Erschütterung empfindlich; wird eine bestimmte Stelle des Organs (die immer auf der concav werdenden Seite liegt) nur leise berührt oder einer geringen Reibung mit einem festen Körper ausgesetzt, so verkürzt sich diese Seite des Organs, welches demzufolge eine Krümmung concav nach der berührten, reizbaren Seite hin erfährt. Derselbe Effect wird erzielt, wenn ein stärkerer Anstoss irgend eine andere Stelle des reizbaren Organs trifft, der dann natürlich auch auf die reizbare Stelle mit einwirkt. Hat das Bewegungsorgan in Folge des mechanischen Reizes eine Krümmung gemacht, so krümmt es sich später wieder zurück, nimmt seine vorige Lage wieder an und ist wieder reizbar.

Die biologische Bedeutung dieser verschiedenen Bewegungsformen für den Haushalt der Pflanzen ist nur in einzelnen Fällen bekannt, so z. B. bei den reizbaren Staubfäden, wo die die Blüthen besuchenden Insecten die Reizung und durch diese die Lagenänderungen der Staubfäden bewirken, welche zur Uebertragung des Pollens auf die eigenen (Berberis?) oder auf die Narben anderer Blüthen (Cynareen) zweckmässig sind. Welchen Nutzen dagegen die periodischen und Reizbewegungen der Laubblätter für den Haushalt der betreffenden Pflanzen haben, ist unbekannt.

1) Die spontane periodische Bewegung tritt am deutlichsten in den wenigen Fällen hervor, wo die Periode nur wenige Minuten dauert und das Hin- und Herschwanken des Organs Tag und Nacht (günstige hohe Temperatur vorausgesetzt) stattfindet, wie an den kleinen Seitenblättern des gedrehten Blattes von Hedysarum gyrans (einer in Indien wachsenden Papilionacee) und am Labellum der Blüthe von Megaclinium falcatum (einer africanischen Orchidee). Die Seitenblättchen von Hedysarum gyrans[1] sitzen mit dünnen, 4—5 Mm. langen Stielchen dem gemeinsamen Blattstiele an; diese Stielchen sind die Organe, durch deren Bewegungen die Blättchen, eine ungefähr conische Fläche beschreibend, kreisend herumgeführt werden; ein Umlauf dauert je nach der Temperatur (über 22° C.) etwa 2—5 Minuten; die Bewegung ist oft unregelmässig, zuweilen unterbrochen, dann stossweise plötzlich fortschreitend. Das Labellum von Megaclinium[2] wird von einem schmalen, von drei dünnen Strängen durchzogenen Basalstück getragen, dessen Krümmungen das Labellum in eine langsam auf- und abschaukelnde Bewegung versetzen[3]. Bei den anderen, viel zahlreicheren periodisch beweglichen Laubblättern wird die autonome Perodicität dadurch fast ganz verdeckt, dass die Bewegungsorgane auch für geringere Schwankungen der Lichtintensität empfindlich sind, so dass für die oberflächliche Beobachtung nur die Tagesperiode, die Tagstellung und Nachtstellung deutlich hervortritt. Lässt man jedoch die betreffenden Pflanzen oder auch abgeschnittene in Wasser gestellte Zweige Tage lang im Finstern oder in gleichmässiger künstlicher Beleuchtung verweilen, so treten die spontan periodischen Bewegungen deutlich hervor, auch bei constanter Temperatur, also unabhängig von einem etwaigen durch Temperaturschwankung entstandenen Reiz. Die Blätter sind unter solchen Umständen in beständiger, langsam auf- und abgehender Bewegung, wie man aus ihren in kurzen Zwischenräumen beobachteten Stellungen entnehmen kann, so z. B. bei Mimosa, Acacia lophantha, Trifolium incarnatum und pratense, Phaseolus, bei Oxalisarten, z. B. O. acetosella u. a.[4]. Nach längerer Zeit erlöschen jedoch diese Be-

1) Ausführlicheres bei Meyen: neues System der Pflanz.-Physiol. 1839. III, p. 553.

2) Ch. Morren: Ann. des sc. nat. 1843. 2. Serie. T. XIX, p. 91.

3) Ich hatte nicht Gelegenheit, dieses Object zu beobachten; es wäre zu wünschen, dass jemand constatire, ob diese Bewegungen des Labellums von Megaclinium vielleicht mit Wachsthum verbunden sind oder nicht.

4) Ausführliche Nachweisungen bei Sachs: Flora 1863, p. 468, wo auch die Literatur genannt ist.

wegungen. Das Verhalten der Seitenblättchen von Hedysarum gyrans, des Labellums von Megaclinium einerseits, der mit Tag- und Nachtstellung begabten Blätter andererseits lässt sich also dahin formuliren, dass bei jenen die inneren periodischen Ursachen der Bewegung stärker sind als der etwa vorhandene Lichtreiz, während bei diesen die inneren Ursachen der periodischen Bewegung durch den Reiz, den die wechselnde Beleuchtung unter gewöhnlichen Verhältnissen ausübt, weit überwogen wird, so dass unter gewöhnlichen Verhältnissen nur die durch den Wechsel von Tag und Nacht bewirkte Tagesperiode zum Vorschein kommt. — In diese Kategorie gehören die zusammengesetzten Laubblätter der Leguminosen, vieler Oxalideen und Marsilieen. Bei den Leguminosen ist oft der Hauptblattstiel selbst durch ein grösseres Bewegungsorgan dem Stamm eingefügt; bei allen genannten sitzt jedes Foliolum auf einem kleinen derartigen Bewegungsorgan; sind, wie bei Mimosa, secundäre Blattstiele (bei doppelter Fiederung) vorhanden, so sind auch diese dem Hauptstiel mit Bewegungsorganen aufgesetzt. Diese bestehen hier immer aus einem axilen Fibrovasalstrang, der von einer dicken Lage schwellenden Parenchyms umgeben ist. Die übrigen Theile der Blätter, Stiele sowohl wie Lamina, sind nicht selbstbeweglich, sondern empfangen ihre verschiedenen Lagenänderungen eben durch die Krümmungen jener Organe, denen sie aufsitzen. — Die Bewegung ist entweder eine Auf- und Abwärtskrümmung, wie bei Phaseolus, Trifolium, Oxalis, den Hauptstielen von Mimosa; oder sie ist von hinten und unten nach vorn und oben gerichtet, wie bei den foliolis der Mimosa.

2) Die Empfindlichkeit für Schwankungen der Lichtintensität findet sich in hervorragender Weise ausgebildet bei den Laubblättern der Leguminosen, Oxalideen (und Marsilieen), wo sie durch die auch der spontan periodischen Bewegung dienenden Organe vermittelt wird; ähnliche Organe besitzen auch die Laubblätter der Cannaceen und Marattiaceen, deren Reizbarkeit jedoch noch nicht genauer studirt worden ist.

Die Tagstellung, hervorgerufen durch steigende Lichtintensität, ist im Allgemeinen dadurch charakterisirt, dass die Blätter ihre Flächen vollständig entfalten und flach ausbreiten; in der Nachtstellung sind sie dagegen zusammengeschlagen und zwar in sehr verschiedener Weise, bald auf-, bald abwärts, bald seitwärts gedreht. In der Nachtstellung aufwärts zusammengeschlagen sind z. B. die foliola von Lotus, Trifolium, Vicia, Lathyrus, abwärts zusammengelegt die von Lupinus, Robinia, Glycyrrhiza, Glycine, Phaseolus, Oxalis; abwärts schlägt sich Nachts der Hauptstiel bei Mimosa, aufwärts richtet sich der von Phaseolus. Seitwärts nach vorn und oben drehen sich bei Verdunkelung die foliola von Mimosa, Tamarindus indica, nach hinten die von Thephrosia caribaea[1]. Wenn der Hauptstiel und andere Theile desselben Blattes beweglich sind, so können die Krümmungen der verschiedenen Bewegungsorgane verschieden sein; so steigt der Blattstiel von Phaseolus Abends empor, während sich die foliola abwärts schlagen; der Hauptstiel der Mimosenblätter dagegen senkt sich abwärts, während sich die secundären Stiele nach vorn wenden, die Blättchen aber sich nach vorn und oben drehen, bis sie dachziegelartig sich theilweise decken.

Plötzliche Verdunkelung eines in der Tagstellung befindlichen Blattes bewirkt um so energischer das Schliessen, je länger die vorhergehende Beleuchtung gedauert hat, und umgekehrt. — Wird eine bisher dem Wechsel von Tag und Nacht ausgesetzte Pflanze dauernd verfinstert, so kann die Tagesperiode (nach Pfeffer) noch als Nachwirkung fortdauern, um später den rascheren spontanen Bewegungen Platz zu machen, wo die letzteren jedoch mit grösserer Energie auftreten (Oxalis, Trifolium), da wird diese »Nachwirkung« der Beobachtung entzogen (vergl. § 30). — Ueberhaupt ist die Empfindlichkeit für Lichtreize specifisch sehr verschieden.

3) **Für Berührung und Erschütterung reizbar** sind zunächst manche periodisch bewegliche und auch für Lichtreiz empfängliche Laubblätter, wie die von Oxalis

1) Vergl. Dassen bei Meyen: neues System der Pflanz.-Physiol. III, p. 476.

acetosella, stricta, corniculata, purpurea, carnosa, Deppei[1]), von Robinia pseud.-Acacia[2]), von Acacia lophantha (nach Pfeffer), von verschiedenen Arten von Mimosa (wie sensitiva, prostrata, casta, viva, asperata, quadrivalvis, dormiens, pernambuca, pigra, humilis, pellita), Aeschinomene sensitiva, indica, pumila, Smithia sensitiva, Desmanthus stolonifer, triquetris, lacustris. Bei der Mehrzahl dieser Pflanzen bedarf es ziemlich heftiger und oft wiederholter Erschütterung, um die Bewegung auszulösen, die dann immer im Sinne der Schlafbewegung (Nachtstellung) erfolgt; sehr empfindlich ist dagegen Oxalis sensitiva (Biophytum sensitivum) und Mimosa pudica, bei denen eine sehr geringe Erschütterung oder einfache Berührung der reizbaren Stelle der Bewegungsorgane genügt, um lebhafte und rasche Bewegungen hervorzurufen, die dann auch an den nicht berührten Theilen durch Fortleitung des Reizes auftreten, wenn die Pflanze in hohem Grade empfindlich ist. — Obgleich die durch Erschütterung oder Berührung erfolgte Reizstellung und die Nachtstellung einander äusserlich ähnlich sind, besteht doch der Unterschied, dass erstere mit Erschlaffung, letztere mit Steigerung der Turgescenz des Bewegungsorgans verbunden ist.

Von reizbaren Staubfäden sind zunächst die von verschiedenen Berberisarten[3] (z. B. vulgaris, emarginata, cretica, aristata) und der damit nahe verwandten Mahonien zu nennen, im ruhenden Zustand nach aussen geschlagen, krümmen sie sich bei schwacher Berührung der Basis der Innenseite des Filaments concav nach innen, so dass die Anthere auf die Narbe zu liegen kommt.

Mannigfaltiger sind die Erscheinungen, welche geringer Stoss und Reibung an irgend einer Stelle der Filamente verschiedener Cynareen (Centaurea, Onopordon, Cnicus, Carduus, Cynara) und Cichoriaceen (Cichorium, Hieracium) hervorbringt; die unten aus der Corollenröhre entspringenden fünf Filamente tragen oben die fünf unter einander fest verklebten (nicht verwachsenen) Antheren, die zusammen eine Röhre bilden, durch welche der Griffel hindurchwächst, während der Pollen entlassen wird. Um diese Zeit sind die Filamente reizbar, im ungereizten Zustande sind sie nach aussen convex gebogen, soweit es der Raum der Corollenröhre gestattet; auf Berührung oder Erschütterung verkürzen sie sich, werden gerade, legen sich dabei der Länge nach an den von ihnen umgebenen Stylus an, um nach einigen Minuten wieder sich zu verlängern und ihre Bogenform anzunehmen. Da jedes einzelne Filament für sich reizbar ist, so wird durch Berührung eines Einzelnen oder durch einen einseitigen Stoss an den Blüthenkopf u. s. w. zunächst nur ein Filament, nach Umständen deren 2—3 gereizt, und durch die einseitige Verkürzung der ganze Sexualapparat nach einer Seite gekrümmt; durch die damit verbundene Zerrung oder den Druck der anderen Filamente an der Corolle werden dann auch diese gereizt, so entsteht eine unregelmässige hin- und herneigende oder drehende Bewegung des Sexualapparates der einzelnen Blüthe; wird der ganze Blüthenkopf erschüttert, oder fährt man über die Blüthenfläche hin, oder bläst man in diese hinein, so entsteht eine wimmelnde Bewegung der zahlreichen Blüthen in dem Blüthenkopf. Die Erscheinung findet nur statt, während der Griffel die Antherenröhre durchwächst und der Pollen in diese hinein entleert wird; durch die (von Insecten vermittelte) Reizbewegung der Filamente wird die Antherenröhre jedesmal abwärts gezogen und dabei ein Theil des Pollens nach oben entleert, der nun von den Insecten auf die bereits entfalteten Narben anderer Blüthen und Blüthenköpfe übertragen wird[4].

Unter den weiblichen Geschlechtsorganen sind als reizbar bekannt die Narbenlappen von Mimulus, Martynia, Goldfussia anisophylla u. a., die sich nach Berührung ihrer Innenseite zusammenlegen, offenbar wohl, um den auf sie von Insecten übertragenen Pollen fest-

1) Nach Unger, Anat. und Physiol. d. Pfl. 1855, p. 417.

2) Mohl: Flora 1832. II. No. 32 und dessen vermischte Schriften.

3) Göppert in Linnaea 1828. Bd. III. p. 234 ff.

4) Diese Vorgänge wurden bereits 1764 vom Grafen Battista dal Covolo entdeckt und gut beschrieben. Vergl. Kölreuter's vorläufige Nachrichten von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen. 3. Fortsetzung 1766. p. 125, 126.

zuhalten. — Auffallender sind die auf schwache Berührung erfolgenden Bewegungen des Griffelsäulchens (Gynostemiums) der besonders in Neuholland vertretenen Gattung Stylidium (z. B. St. adnatum, graminifolium); das stielförmige, oben die Narbe und dicht daneben zwei Antheren tragende Gynostemium ist im ungereizten Zustand scharf abwärts geschlagen, der Reiz bewirkt eine plötzliche Erhebung, selbst Ueberschlagen auf die andere Seite der Blüthe.

Ausführlichere Beschreibung dieser und anderer Bewegungsorgane findet man in den unten genannten Aufsätzen Ch. Morren's[1].

4) Beweglicher und starrer Zustand der Bewegungsorgane[2]. Die periodisch beweglichen und die reizbaren Organe können abwechselnd, je nach den äusseren Einflüssen, denen die Pflanzen unterworfen sind, zweierlei Zustände darbieten. Die Fähigkeit nämlich, sich periodisch zu bewegen und reizbar zu sein, kann auf kürzere oder längere Zeit suspendirt werden, und einem starren unbeweglichen Zustand weichen, der seinerseits wieder verschwindet, wenn die äusseren Einflüsse wieder in ihre normalen Grenzen zurückkehren, und wenn das Organ vorher nicht getödtet worden ist. Eben dadurch, dass jene Starre-Zustände blos vorübergehende, die ihnen zu Grunde liegenden inneren Veränderungen reparirbare sind, unterscheiden sie sich von der durch den Tod erzeugten Unbeweglichkeit.

Den ausführlichen Nachweisungen in meiner unten genannten Arbeit entnehme ich hier beispielsweise folgende Angaben:

1) Vorübergehende Kältestarre tritt in den Bewegungsorganen der Mimosa pudica unter sonst günstigen Einflüssen schon ein, wenn die Temperatur der umgebenden Luft einige oder mehrere Stunden lang unter 15° C. verweilt; je tiefer die Temperatur unter 15° C. sinkt, desto rascher tritt die Starre ein; zuerst verschwindet die Reizbarkeit für Berührung und Erschütterung, später die für Lichteinwirkung, endlich auch die spontane periodische Bewegung. Bei Lufttemperatur unter 22° C. sind nach Kabsch die Seitenblättchen von Hedysarum gyrans unbeweglich.

2) Vorübergehende Wärmestarre tritt bei Mimosa in feuchter Luft von 40° C. binnen 1 Stunde, in Luft von 45° C. binnen $1/2$ Stunde, in Luft von 49—50° C. binnen wenigen Minuten ein; die Reizbarkeit kehrt nach einigen Stunden in Luft von günstiger Temperatur wieder. In Wasser tritt die Kältestarre der Mimose schon bei höherer Temperatur, nämlich binnen $1/4$ Stunde bei 16—17° C., die Wärmestarre schon bei niederer als in Luft, nämlich schon bei 36—40° C. in $1/4$ Stunde ein[3]. Während der Wärmestarre in Luft wie unter Wasser sind die Blättchen geschlossen (wie nach Reiz), die Stiele aber steil aufwärts gerichtet (während sie in der gereizten Stellung abwärts zeigen).

3) Vorübergehende Dunkelstarre. Stellt man Pflanzen mit periodisch beweglichen und für Licht oder Erschütterung reizbaren Laubblättern, wie Mimosa, Acacia, Trifolium, Phaseolus, Oxalis, in einen dunkeln Raum, so treten die spontan periodischen Bewegungen frei von den durch den Lichtreiz bewirkten Stellungsänderungen nur desto deutlicher hervor, und auch die Reizbarkeit für Berührung bleibt anfangs ungestört. Allein dieser bewegliche Zustand verschwindet vollständig, wenn die Finsterniss einen oder meh-

---

1) Ch. Morren: über Stylidium in Mém. de l'Acad. roy. des sc. de Bruxelles 1838, über Goldfussia ebenda 1839; über Sparmannia africana ebenda 1841; über Megaclinium ebenda 1842; ferner im Bullet. in dieser Akademie über Oxalis. Bd. II. No. 7, über Cereus. Bd. V und VI.

2) J. Sachs: Die vorübergehenden Starrezustände periodisch beweglicher und reizbarer Pflanzen-Organe. Flora 1863. No. 29 ff. — Dutrochet: mém. pour servir etc. I. p. 562. — Kabsch: botan. Zeitg. 1862. p. 342 ff.

3) In Wasser von 19—21,5° C. eingesenkt bleibt Mimosa 18 Stunden und mehr für Stoss und Lichtreiz empfindlich. — Die Angaben Bert's (rech. s. les mouv. de la sensitive. Paris 1867, p. 20), dass Mimosen bis 56, selbst 62° C. reizbar bleiben, sind zu unbestimmt und nach Allem, was wir über die obere Temperaturgrenze der Vegetation wissen, geradezu unglaublich.

rere Tage lang dauert; es tritt die Dunkelstarre ein. Stellt man nun eine dunkelstarr gewordene Pflanze wieder in das Licht, so tritt nach mehrstündiger, oder je nach Umständen auch erst nach tagelanger Einwirkung des Lichts der bewegliche Zustand wieder ein.

Zur Einführung der Dunkelstarre ist jedoch keineswegs eine sehr tiefe Finsterniss erforderlich; sie tritt vielmehr auch ein, wenn eine sehr lichtbedürftige Pflanze, wie die Mimose, einige Tage der mangelhaften Beleuchtung ausgesetzt bleibt, wie sie im Inneren eines gewöhnlichen Wohnzimmers entfernt von den Fenstern herrscht.

Im Gegensatz zur Dunkelstarre habe ich den durch den Wechsel von Tag und Nacht bewirkten normalen Zustand der Beweglichkeit als Phototonus bezeichnet. Nach dem Gesagten befindet sich also eine derartige Pflanze, wenn sie ins Finstere gestellt worden ist, noch während einiger Zeit (mehrere Stunden, selbst einige Tage lang) im Phototonus, der dann erst nach und nach verschwindet; ebenso ist die Pflanze unter normalen Lebensverhältnissen auch Nachts im Phototonus; dagegen behält eine dunkelstarr gewordene Pflanze, nachdem sie ins Licht gestellt worden ist, ihre Dunkelstarre noch einige Zeit (Stunden, selbst Tage lang) bei. Beide Zustände der Pflanze gehen daher nur langsam in einander über.

Auch bei dem Eintritt der Dunkelstarre verschwindet bei Mimosa zuerst die Reizbarkeit für Erschütterung, dann die periodische spontane Bewegung. Ebenso gewinnt eine ganz dunkelstarr gewordene Mimosa am Licht zuerst wieder ihre periodische Bewegung, dann die Reizbarkeit.

Die Stellung der verschiedenen Theile der Mimosenblätter bei der Dunkelstarre ist eine andere, als die durch Verdunkelung an phototonischen Pflanzen bewirkte, aber auch eine andere, als die bei der Wärmestarre; bei der dunkelstarren Mimose sind die Blätter ganz geöffnet, die secundären Blattstiele abwärts, die primären Stiele fast horizontal gerichtet.

Veränderungen der Lichtintensität wirken nur bei der gesunden, im Phototonus befindlichen Pflanze als Bewegungsreize; dunkelstarr gewordene Blätter reagiren nicht auf Schwankungen der Lichtintensität, bis sie durch länger fortgesetzte Beleuchtung den Phototonus wieder gewonnen haben, wo sie dann durch Aenderungen der Lichtintensität zu Bewegungen gereizt werden. Davon überzeugte ich mich u. a. bei Acacia lophantha; eine solche war 3 Tage im Finstern gelassen worden, wo sie seit 48 Stunden ihre spontanen periodischen Bewegungen bis auf geringe Spuren eingestellt hatte. Sie wurde dann an ein Fenster gestellt, wo sie bei trübem Himmel binnen zwei Stunden ihre Blättchen stark abwärts stellte, dann traten auch geringe Stellungsveränderungen an den secundären Stielen ein, in diesem Zustand aber war die Pflanze dennoch dunkelstarr; denn als sie um 12 Uhr Mittags mit einer anderen im Phototonus befindlichen Pflanze derselben Art ins Finstere gestellt wurde, veränderte sie ihre Blattstellung nicht, ihre Blättchen blieben offen, während die andere binnen einer Stunde die tiefste Nachtstellung annahm und ihre Blättchen schloss. Alsdann wurden beide an das Fenster gestellt, wo die dunkelstarre Pflanze ihre Blattlage wieder unverändert beibehielt, die normale Pflanze ihre vorhin geschlossenen Blätter in einer Stunde bei trübem Himmel öffnete. Am Abend dieses Tages blieben die unteren 6 Blätter noch starr und offen, die oberen 8—9 Blätter schlossen sich aber; am nächsten Morgen jedoch breiteten sich alle Blätter wieder zur normalen Tagstellung aus.

Aehnlich, wenn auch in Nebendingen abweichend, verhielt sich Trifolium incarnatum.

Es ist zu beachten, dass bei den von mir beobachteten Pflanzen die durch Dunkelstarre herbeigeführten Stellungen der Blätter viel mehr Aehnlichkeit mit der Tagstellung als mit der Nachtstellung phototonischer Pflanzen haben.

Die Dunkelstarre scheint nur bei chlorophyllreichen Organen einzutreten, da (nach Pfeffer's briefl. Mittheilung) die Staubfäden der Cynareen, welche im Dunkeln sich ausgebildet haben, reizbar sind. Dies, sowie der Umstand, dass einzelne Organe einer Pflanze dunkelstarr gemacht werden können[1], beweist, dass dieser Zustand nicht von Ueberfüllung des Gewebes mit Kohlensäure herrührt.

1) Pfeffer: Physiol. Unters. Leipzig 1873, p. 66.

4) Vorübergehende Trockenstarre beobachtete ich nur bei Mimosa pudica: lässt man die Erde in den Töpfen, worin sie erwachsen sind, längere Zeit unbegossen, so nimmt mit zunehmender Trockenheit derselben die Reizbarkeit der Bewegungsorgane sichtlich ab, dann tritt eine fast vollständige Starre ein, wobei die Hauptstiele horizontal stehen, die Blättchen ausgebreitet sind. Dabei sind die für Reize unempfindlich gewordenen Blätter nicht welk und nicht schlaff; das Begiessen der Erde aber bewirkt binnen 2—3 Stunden die Wiederkehr der Reizbarkeit.

5) Vorübergehende Starrezustände durch chemische Einflüsse. In diese Kategorie rechne ich vor Allem den von Dutrochet[1]) als Asphyxie bezeichneten Zustand, welcher bei Mimosen eintritt, wenn sie im Vacuum der Luftpumpe verweilen. Während der Evacuation falten sich die Blätter, wohl in Folge der Erschütterung, zusammen; dann aber breiten sich die Blättchen aus, die Stiele richten sich auf, und indem die Blätter eine ähnliche Stellung wie bei der Dunkelstarre annehmen, bleiben sie nun starr, sie sind weder periodisch beweglich, noch für Erschütterung reizbar. An die Luft gebracht, wird die Pflanze wieder beweglich. Es ist kaum zweifelhaft, dass das Vacuum wesentlich durch Entziehung des atmosphärischen Sauerstoffs, also durch Aufhebung der Athmung den Starrezustand bewirkt.

Kabsch[2]) bestätigte diese Angaben und zeigte, dass auch die Staubfäden von Berberis, Mahonia und Helianthemum im Vacuum ihre Reizbarkeit verlieren, um sie an der Luft wieder zu gewinnen.

Auf eine blosse Aufhebung der Athmung ist es wohl zurückzuführen, wenn nach Kabsch die Reizbarkeit der genannten Staubfäden auch im Stickgase und Wasserstoffgas verschwindet und dann bei Luftzutritt wiederkehrt. Dagegen wird man es als eine positiv schädliche, chemische Einwirkung, als Vergiftung betrachten können, wenn nach demselben Beobachter die Reizbarkeit der Staubfäden von Berberis in reiner Kohlensäure oder in Luft, welche mehr als 40% davon enthält, verschwindet. Blieben sie 3—4 Stunden in Kohlensäure, so kehrte dann in Luft die Reizbarkeit erst in einigen Stunden wieder. Kohlenoxydgas zu 20—25% mit Luft gemischt, »vernichtete« die Reizbarkeit, während Stickoxydulgas sich indifferent verhielt. In Stickoxydulgas dagegen beugen sich die Staubfäden nach 1½—2 Minuten zum Stempel und verlieren ihre Reizbarkeit. Ammoniakgas scheint nach einigen Minuten einen vorübergehenden Starrezustand zu bewirken.

Auch in reinem Sauerstoffgas tritt nach Kabsch nach ½—1 Stunde ein Starrezustand ein, von dem sich die Staubfäden dann an der Luft wieder erholen.

Dämpfe von Chlorophorm und Aether heben die Reizbarkeit der Bewegungsorgane (auch für Lichtschwankungen?) auf, ohne das Leben zu vernichten, wenn die Einwirkung nicht zu lange dauert. Wenn man ganze Pflanzen oder abgeschnittene Zweige von Mimosen in eine sehr stark mit jenen Dämpfen erfüllte Atmosphäre bringt, so kann die Reizbarkeit schon in wenigen Minuten verschwinden. Waren die Organe vorher gereizt, so erheben sie sich jetzt dennoch (ohne reizbar zu sein), indem sie zugleich steifer werden. Die Wirkung der Aether- und Chlorophormdämpfe ist eine rein lokale, nur die ihnen unmittelbar ausgesetzten Organe verlieren ihre Reizbarkeit[3]).

6) Durch oft und in kurzen Zwischenräumen wiederholte Reizung (Erschütterung) werden Mimosenpolster in einen Zustand versetzt, in welchem sie für Reize unempfindlich sind, obgleich sie sich während der fortgesetzten Reizung erheben und eine Ruhelage annehmen, wie wenn sie nach dem ersten Stoss sich selbst überlassen werden. Erst 5—15 Minuten nach dem Aufhören der Stösse beginnt die Reizbarkeit für neue Stösse (Senkung durch solche) sich wieder einzustellen[4]).

---

1) Dutrochet: mém. pour servir etc. I. p. 562.
2) Kabsch: botan. Zeitg. 1862, p. 342.
3) Kabsch: botan. Zeitg. 1861, p. 358.
4) Pfeffer l. c. p. 66.



7) Vorübergehende Starre durch electrische Einwirkung fand Kabsch[1]) bei dem Gynostemium von Stylidium; ein schwacher Strom wirkte wie Erschütterung reizend; ein starkerer brachte Verlust der Reizbarkeit hervor, die sich aber nach 1/2 Stunde wieder einfand. — Bei Hedysarum gyrans wurden dagegen die durch Kältestarre (bei 22° C.) unbeweglichen Blättchen durch Einwirkung von Inductionsströmen in Bewegung versetzt.

§ 29. Mechanik der durch Berührung oder Erschütterung hervorgerufenen Bewegungen[2]). Vielfach und mit Erfolg untersucht wurde dieselbe an den die Blattstiele tragenden Gelenken von Mimosa pudica, den kleinen Bewegungsorganen der Blättchen von Oxalis acetosella und an den Filamenten der Cynareen; es ist kaum zweifelhaft, dass die anderen reizbaren Bewegungsorgane sich diesen Typen in der Hauptsache gleich verhalten werden.

Gemeinsam ist diesen Bewegungsorganen eine dem Cylindrischen sich nähernde, jedoch in der Medianebene etwas abgeflachte Form; ein zäher, aber nicht harter, biegsamer verholzter Fibrovasalstrang, die Axe des Organs einnehmend, ist von einem dicken mehrschichtigen Mantel strotzend saftigen Parenchyms umgeben, welches von einer wenig ausgebildeten Epidermis eingehüllt wird. Das turgescirende Parenchym strebt den axilen Strang so wie die Epidermis zu dehnen, während diese, zumal der Strang dem Dehnungsstreben des Parenchyms Widerstand leisten.

Reizbar ist wesentlich nur das Parenchym, und zwar entweder nur das auf der einen Seite, wie bei Mimosa (an den grossen Gelenken nur das der Unterseite), oder beide Seiten (Filamente der Cynareen) des Organs sind reizbar.

Die Reizbarkeit hängt zunächst davon ab, dass a) die Parenchymzellen bestrebt sind, immerfort Wasser in sich einzusaugen und so die Zellhaut zu dehnen, also stark zu turgesciren; und b) dass eine geringe Erschütterung die reizbaren Zellen veranlasst, einen Theil des aufgesogenen Wassers durch ihre Wände hindurch austreten zu lassen; diese durch den Reitz bewirkte plötzliche Aenderung trifft nach Pfeffers Deductionen wahrscheinlich zunächst nur das Protoplasma der Parenchymzellen, deren Zellhäute selbst nicht reizbar sind und erst in secundärer Weise durch ihre Elasticität die Reizbewegung vermitteln helfen. Sowie die Reizbewegung stattgefunden hat, beginnt wieder die Wasseraufnahme und das Steigen der Turgescenz und damit die Restitution des reizbaren Zustandes.

Die Reizbewegung selbst kommt nun dadurch zu Stande, dass in dem Augenblick, wo die turgescirenden Zellen Wasser abgeben, die Elasticität ihrer gedehnten Wände in Action tritt: die Zellhäute ziehen sich in dem Maasse, wie Wasser durch dieselben hinausfiltrirt, elastisch zusammen. Indem das austretende Wasser in die Intercellularräume des reizbaren Gewebes gelangt und von dort z. Th. aus dem reizbaren Organ in entferntere Gewebe übertritt, verkleinert sich das Volumen der gereizten Gewebemasse; das nicht gereizte Gewebe der anderen Seite des Organs dehnt sich turgescirend aus, während zugleich die gespannte Epidermis der gereizten Seite sich elastisch zusammenzieht; so wird diese Seite concav, die andere convex: das gereizte Organ krümmt sich und die von ihm getragenen Theile werden passiv gehoben oder gesenkt, je nachdem die

1) Pfeffer l. c. p. 58.

2) Die sehr ausgedehnte Literatur dieses Gegenstandes wurde neuerdings von Pfeffer in dessen Physiologischen Untersuchungen (Leipzig 1873) zusammengestellt.

Concavität der Krümmung, die immer auf der gereizten Seite liegt, nach oben oder unten sieht. — Unmittelbar nach diesem Vorgang ist das Organ nicht reizbar, weil die erschlafften Zellen zu wenig turgesciren, um noch mehr Wasser austreten zu lassen. Nach einiger Zeit jedoch nehmen die erschlafften Zellen wieder Wasser auf, ihre Turgescenz wächst, ihre Häute werden gedehnt, das Volumen der einzelnen Zellen und somit des ganzen gereizten Gewebes wird vergrössert, die zugehörige Epidermis wieder gedehnt, und so eine der Reizkrümmung entgegengesetzte Krümmung eingeleitet; die vorher gereizte Seite des Organs wird convex und in diesem Zustand ist das Organ von Neuem reizbar. — Nach dem Gesagten leuchtet ein, dass bei der Reizbewegung das Volumen und die Turgescenz (Steifheit) des ganzen Organs sich vermindert, dass die Wiederherstellung des reizbaren Zustandes mit Zunahme der Turgescenz und des Volumens verbunden ist, und dass endlich die Reizbarkeit und die Amplitude der Reizbewegung selbst um so grösser sein muss, je wasserreicher, turgescenter das Organ (ceteris paribus) ist.

Diese Sätze über das Wesen der Reizbarkeit und die Vorgänge bei der Reizbewegung sind aus Pfeffer's scharfsinnigen Untersuchungen abgeleitet: die Arbeiten seiner Vorgänger, Lindsay, Brücke, Hofmeister, Sachs, Cohn, Unger u. a. führte er besonders dadurch zum Abschluss, dass er den Austritt des Wassers aus den gereizten Zellen, den man früher nur ziemlich unsicher folgern konnte, bestimmt nachwies.

a) Mimosa pudica[1]). Das vollständig entwickelte, doppelt gefiederte Laubblatt besteht aus einem 4—6 Cm. langen Stiel, der vorn zwei Paare secundärer 4—5 Cm. langer Stiele trägt, deren jeder 15—25 Paare von 5—10 Mm. langen, 1,5—2 Mm. breiten Blättchen trägt. Alle diese Theile sind unter einander durch Bewegungsorgane verbunden; jedes Blättchen sitzt auf einem 0,4—0,6 Mm. langen Bewegungsorgan der Spindel unmittelbar auf, diese aber ist mit dem Hauptstiel durch ein solches von 2—3 Mm. Länge und circa 1 Mm. Dicke verbunden. Die Basis des Hauptstiels selbst ist zu einem 4—5 Mm. langen und 2—2,5 Mm. dicken, beinahe cylindrischen Bewegungsorgan umgeformt, welches gleich denen der secundären Stiele auf der Unterseite mit vielen langen, steifen Haaren besetzt ist; die Oberseite ist spärlich oder gar nicht behaart.

Jedes Bewegungsorgan besteht aus einem verhältnissmässig sehr dicken Parenchymmantel, mit schwach ausgebildeter, spaltöffnungsfreier Epidermis, durchzogen von einem axilen, geschmeidigen, doch sehr wenig dehnbaren Fibrovasalstrang, der sich bei seinem Austritt in den rinnigen Stiel in mehrere Bündel auflöst. — Das Parenchym besteht aus rundlichen Zellen, die in der Umgebung des Stranges (8 Schichten umfassend) grosse luftführende Intercellularräume umschliessen, welche in den 18—20 äusseren Zellschichten immer kleiner werden, in den äusseren Schichten unter der Epidermis aber ganz fehlen. Vom Strang bis in die mittleren Gewebeschichten communiciren die lufthaltigen Intercellularen unter einander, die sehr kleinen der äusseren Schichten erscheinen als dreieckige, getrennte Binnenräume und an Schnitten (also im gereizten Zustande) mit Wasser erfüllt. — Die Zellen der Unterseite des Organs sind dünnwandig, die der Oberseite haben viel dickere, etwa 3 mal so dicke Wände von sog. reinem Zellstoff; neben ziemlich reichlichem Proto-

1) Dutrochet: mém. pour servir à l'histoire etc. Paris 1837. T. I, p. 545. — Meyen: neues System der Pfl.-Physiol. 1839. Bd. III, p. 516 ff. — Ernst Brücke im Archiv für Anatomie und Physiol. von Müller 1848, p. 434. — Brücke in Sitzungsberichten der kaiserl. Akademie der Wiss. Wien, 14. Juli 1864, Bd. 50. — Hofmeister: Flora 1852. No. 32 ff. — Sachs: Handbuch der Exp.-Physiol. 1866, p. 479 ff. — Paul Bert: recherches sur les mouvements de la sensitive. Paris 1867. (Société des sc. phys. et natur. de Bordeaux. 3ième cahier. 1866).

plasma mit Kern und kleinen Chlorophyll- und Stärkekörnchen enthalten die Zellen im Saftraum je einen kugeligen grossen Tropfen, der nach Pfeffer aus einer concentrirten Gerbstofflösung besteht und von einem feinen Häutchen umgeben ist[1]. Die Reizbarkeit ist in jungen Organen schon vorhanden, wenn die Zellwände der Oberseite noch nicht dicker sind als die der Unterseite, und die genannten Kugeln noch fehlen.

Eine nur einigermaassen unsanfte Erschütterung der ganzen Pflanze bewirkt, dass sich die Bewegungsorgane sämmtlicher Hauptstiele abwärts, die der secundären Stiele nach vorn, die der Blättchen nach vorn aufwärts krümmen. Die vorher schief aufwärts gerichteten Hauptstiele werden daher horizontal oder schief abwärts gerichtet, während sich die secundären und die Blättchen zusammenschlagen. Dieser Zustand gleicht äusserlich dem der Nachtstellung der Blätter, innerlich aber ist er davon verschieden, indem eine Erschütterung auch bei dieser Stellung noch als Reiz wirkt und besonders eine tiefere Senkung des Hauptstiels veranlasst; auch ist, wie Brücke gezeigt hat, das gereizte Bewegungsorgan erschlafft, bei gleicher Belastung des Stiels biegsamer als vor dem Reiz; in der Nachtstellung dagegen ist das Organ steifer, weniger biegsam als in der Tagstellung. Bei den Bewegungsorganen der Haupt- und Nebenstiele genügt eine leise Berührung der Haare auf ihrer Unterseite, um die Bewegung zu veranlassen, bei denen der Blättchen ebenso die leiseste Berührung der unbehaarten Oberseite. — Bei hoher Temperatur und grosser Luftfeuchtigkeit, also bei starker Turgescenz, ist die Reizbarkeit sehr gesteigert, und jeder locale Reiz zieht auch Reizbewegungen in benachbarten Organen, oft selbst in allen Blättern einer Pflanze nach sich, eine Erscheinung, die man als Fortpflanzung des Reizes bezeichnet hat. Wird z. B. eines der vorderen Blättchen mit einer Scheere abgeschnitten oder sein Bewegungsorgan berührt, oder wird es dem Focus einer Brennlinse ausgesetzt, so nimmt es die Reizstellung an, dann folgen paarweise die nächst unteren und sofort immer entfernteren Blättchen; nach kurzer Pause beginnt das Zusammenlegen der Blättchen eines benachbarten secundären Stiels von unten nach oben, dann ebenso bei den anderen secundären Stielen; endlich, oft nach längerer Zeit erst, schlägt sich der Hauptstiel abwärts; dasselbe geschieht später mit dem Hauptstiel eines nächst unteren Blattes, auch wohl eines nächst höheren; die secundären Stiele und Blättchen derselben nehmen nun ebenfalls die Reizstellung an. So können im Lauf einiger Minuten alle Blätter in Bewegung gerathen; zuweilen werden dabei auch einzelne Organe übersprungen, die erst nachträglich sich bewegen. Ueberlässt man die Pflanze sich selbst, so breiten sich nach einigen Minuten die Blättchen und secundären Stiele wieder aus, die Hauptstiele richten sich auf, und die Blätter sind nun wieder reizbar.

Schneidet man an dem grossen Bewegungsorgan eines Hauptstiels das Parenchym der Oberseite bis zum axilen Strang weg, so richtet sich später der Stiel wieder auf und zwar steiler als sonst; auch behält das operirte Organ einen geringen Grad von Reizbarkeit; trägt man dagegen das Parenchym der Unterseite ab, so schlägt sich der Stiel steil abwärts und zeigt keine Reizbarkeit mehr. Die Unterseite allein ist also reizbar; das Parenchym der Oberseite ist nur Hilfsorgan bei der Bewegung, wie sich noch deutlicher zeigen wird.

Schneidet man eines der grossen Bewegungsorgane hart am Stamme weg, so krümmt es sich abwärts, indem ein Wassertropfen aus ihm heraustritt. Spaltet man es nun durch einen den axilen Strang halbirenden Längsschnitt in eine obere und untere Hälfte, so krümmt sich jene noch stärker abwärts, die untere wird fast gerade oder nur wenig abwärts gekrümmt. Noch deutlicher treten diese Krümmungen hervor, wenn man durch einen den vorigen kreuzenden Längsschnitt die beiden Hälften nochmals halbirt; die vier Stücke zeigen dann auch eine geringe seitliche einwärts gerichtete Krümmung. Trennt man ferner durch zwei Längsschnitte das obere und untere Parenchym vom axilen Strange ab, so krümmt sich jenes stark abwärts, dieses wenig aufwärts; dabei verlängern sie sich so, dass sie den axilen Strang beträchtlich überragen. — Diese und andere Versuche zeigen, dass eine be-

1 Aehnliche Kugeln nach Unger auch bei Desmidium gyrans, Glycyrrhiza.

trächtliche Spannung des Parenchyms gegen den axilen Strang auch im gereizten und wasserarm gewordenen Hauptorgan besteht, und dass die Spannung in diesem Zustand grösser ist zwischen dem Parenchym der Oberseite und dem Strange, als zwischen dem der Unterseite und dem Strange.

Legt man nun ein so präparirtes Organ am Stiel befindlich in Wasser, um den bei der Operation entstandenen Wasserverlust zu ersetzen, also einen Zustand zu erzeugen, der dem normalen ähnlich ist, so wird die Abwärtskrümmung der oberen Hälfte noch stärker, nun aber krümmt sich auch die Unterseite stark aufwärts, und ihr Gewebe, vorher schlaff, wird dabei sehr straff, fast knorpelartig, wie in der anderen Hälfte. Dies zeigt, dass die Turgescenz im Parenchym der Unterseite bei der mit Wasserverlust verbundenen Operation mehr abgenommen hat als die der Oberseite, und dass sie durch die Wasseraufnahme in höherem Grade zunimmt als bei dieser; mit anderen Worten, die reizbare Unterseite giebt ihr Wasser leichter ab als die Oberseite, nimmt es aber auch leicht wieder auf; das obere Parenchym strebt den axilen Strang immer abwärts zu drücken, das untere aber strebt nur dann, ihn stark aufwärts zu krümmen, wenn es wasserreich ist. Schon erwähnt wurde, dass Brücke zuerst die wichtige Thatsache entdeckte, dass bei der Reizung das Organ erschlafft, indem er zeigte, dass der Winkel, den der Blattstiel mit dem Stamme bildet, bei verschiedenen Stellungen des letzteren zum Horizont sich viel stärker ändert am gereizten als am reizbaren ruhenden Organ. Ich wies ferner besonders auf die schon früher von Dutrochet und Meyen constatirte Thatsache hin, dass die Blätter unter Erschlaffung ihrer Bewegungsorgane die Reizbewegung ausführen, wenn man vorsichtig in den Stamm so tief einschneidet, dass der Holzkörper verletzt wird; dass dieser Erfolg jedoch nur dann eintritt, wenn bei der Verletzung des Holzes ein Wassertropfen ausquillt. — Diese und andere Thatsachen führten bereits zu der Vermuthung, dass die Reizbewegung mit Wasseraustritt aus dem reizbaren Organ verbunden ist. Den stricten Nachweis dafür, und eine genauere Einsicht in die bei der Reizung stattfindenden Vorgänge gewann jedoch erst Pfeffer. Durch sorgfältige lineare Messungen, am nicht gereizten und dann am gereizten Organ, wurde zunächst festgestellt, dass das Volumen des sich durch Reiz verkürzenden unteren Parenchyms abnimmt, das des oberen, indem es sich verlängert, zunimmt; die Volumenzunahme der Oberhälfte ist aber viel geringer als die Volumenabnahme der unteren; daraus folgt, dass das ganze Organ an Volumen abnimmt, während es sich in Folge eines Reizes abwärts krümmt. Diese Volumenabnahme des unteren Parenchyms erfolgt durch Austritt von Wasser, wie folgendes Experiment zeigt: nachdem man an der Grenze des Blattstiels das Bewegungsorgan da, wo der axile Strang noch ungetheilt ist, quer durchschnitten hat, ist das Organ zunächst nicht reizbar (und abwärts gekrümmt); lässt man aber die Pflanze im dampfgesättigten Raume stehen, so wird es nach kürzerer oder längerer Zeit wieder reizbar; auf einen Reiz tritt nun jedesmal sehr schnell Wasser aus der Schnittfläche, bei wasserreichen Pflanzen in nicht unbeträchtlicher Menge. Diese Flüssigkeit kommt, wie man bei Uebung nach Pfeffer ganz zweifellos feststellen kann, aus dem Parenchym, und fast ausschliesslich aus demjenigen, welches den axilen Strang umgiebt und grössere Intercellularräume führt. Die Flüssigkeit kommt zuweilen unterhalb des Gefässbündels und an dessen Flanken allein zum Vorschein, oft indess auch oberhalb. Zuweilen sah Pfeffer auch den Querschnitt des Stranges selbst feucht werden. Ist an einem Organ das Parenchym der Oberseite weggenommen, und erfolgt an dem der Unterseite eine kräftige Reizbewegung, so kann man zuweilen auch Flüssigkeit aus der horizontalen Längsschnittfläche des Parenchyms hervortreten sehen; es ist also sicher gestellt, dass bei der Reizbewegung Wasseraustritt aus dem unteren Parenchym stattfindet; es giebt einen kleinen Theil seines Wassers an das obere Parenchym ab (wie aus den sog. Volumenmessungen folgt), ein grösserer Theil fliesst durch die Intercellularen seitlich ab, und ein, wie es scheint, kleiner Theil tritt in den axilen Strang. Das ganze an dem unteren Parenchym austretende Wasserquantum ist so gering, dass es im Augenblick der Reizkrümmung an den genannten Orten gewiss leicht Unterkommen findet.

Indem aus den gereizten Parenchymzellen der Unterseite Wasser aus- und in die Intercellularräume übertritt, muss die Luft der letzteren wenigstens zum Theil verdrängt werden. Offenbar beruht darauf das schon von Lindsay bemerkte Dunkelwerden der gereizten Seite. Pfeffer befestigte den ungereizten Blattstiel so, dass das Organ auf Reiz sich nicht krümmen konnte, berührte er nun eine Stelle der reizbaren Seite, so sah er das Dunklerwerden blitzschnell von dem Berührungspunct aus sich verbreiten. In diesem Fall giebt es keine andere Möglichkeit als die, dass Luft aus den Intercellularen verdrängt und durch Wasser ersetzt wird, denn nur dadurch ist das Dunklerwerden erklärlich, dass in Folge des Ersatzes von Luft durch Wasser weniger Licht aus der Tiefe reflectirt wird. Die verdrängte Luft wird den Gesetzen der Capillarität zufolge sich in die grösseren Intercellularen im Umfang des axilen Bündels begeben, von wo aus sie leicht in die des Blattstiels weiter gelangt.

Bei Tagstellung sieht man auf beiden Seiten des Organs leichte Querfältchen verlaufen, die bei der Reizkrümmung auf der Oberseite flacher, auf der Unterseite tiefer werden, was darauf hinweist, dass die Unterseite bei der Reizkrümmung auch eine geringe passive Zusammendrückung erfährt: sie verkürzt sich zunächst in Folge ihres Wasserverlustes und der Elasticität ihrer Zellwände, wird dann aber durch die sich abwärts krümmende Oberseite noch comprimirt.

Wie es nun aber zugeht, dass eine leichte Berührung oder Erschütterung die stark turgescirenden Zellen der Unterseite veranlasst, einen Theil ihres Wassers durch die Zellwände austreten zu lassen, um es später wieder mit grosser Kraft aufzunehmen, bleibt einstweilen unerklärt. Doch ist nach Pfeffer's an den Cynareenstaubfäden gemachten Untersuchungen anzunehmen, dass durch die Berührung oder Erschütterung zunächst nur das P r o t o p l a s m a der reizbaren Zellen eine Veränderung erfährt, wodurch seine Permeabilität für Wasser erhöht wird; das durch den Protoplasmaschlauch austretende Wasser filtrirt dann einfach durch die Zellwand, die sich dabei elastisch zusammenzieht.

Die oben wiederholt erwähnte Reizfortpflanzung bei Mimosa wird, wie Pfeffer (Jahrb. f. wiss. Bot. IX. p. 308) neuerdings in Uebereinstimmung mit Dutrochet's und meinen Angaben nachwies, durch die Gefässbündel vermittelt, indem das in diesen enthaltene Wasser in Bewegung geräth; da jede Reizbewegung eines Blattes mit Wasseraustritt aus seinem Parenchym verbunden ist, geräth auch das Wasser des axilen Stranges und der mit ihm verbundenen Stränge in Bewegung; wird durch Einschneiden in das Holz des Stengels ein Wassertropfen hervorgelockt, so erzeugt dies eine Wasserbewegung im Strangsystem, welche sich auch dem axilen Strang der Bewegungsorgane und durch diesen dem reizbaren Parenchym mittheilt.

Bei den Bewegungsorganen der Foliola von O x a l i s  a c e t o s e l l a, wo die anatomischen und mechanischen Einrichtungen ähnliche sind[1], ist die Compression der concav werdenden Seite des Bewegungsorgans viel stärker als bei Mimosa, und bei der Reizkrümmung contrahirt sich die Unterseite. Auch findet nach Pfeffer Volumenverminderung statt; da hier eine sehr beträchtliche Verlängerung des oberen Parenchyms bei der Reizbewegung nöthig ist, dürfte hier ein beträchtlicherer Uebertritt von Wasser aus dem unteren vor sich gehen. Abweichend von Mimosa sind die Organe von Oxalis auch nach Injection der Intercellularen mit Wasser noch reizbar, erschlaffen aber im injicirten Zustand dennoch durch Reiz; wahrscheinlich tritt also ein Theil des Wassers aus dem Organ in das Gewebe des Blattstiels und der Lamina. Die Senkung der Blätter von Oxalis acetosella und stricta bei plötzlich eintretendem Sonnenschein ist mit Erschlaffung wie die gleichsinnige Reizbewegung nach Erschütterung verbunden und mit dieser nach Pfeffer zu identificiren.

b) Das Aeusserliche der Reizerscheinungen der S t a u b f ä d e n  d e r  C y n a r e e n im normalen Zustand[2]) wurde schon oben kurz beschrieben; zum Zweck genauerer Studien

1) Vergl. Sachs: bot. Zeitg. 1857, Taf. XIII und Pfeffer l. c.

2) F. Cohn: Contractile Gewebe im Pflanzenreich. Breslau 1861 (schles. Ges. f. vaterl. Cult. 1864. Heft I). — Cohn in Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. XII. Heft 3. — Kabsch in bot.

thut man wohl, einzelne Blüthchen aus dem Capitulum herauszunehmen und die Corolle bis zum Ursprung der Filamente hinab wegzuschneiden oder die Corollenröhre, Staubfäden und den Griffel über der Insertion der Filamente quer durchzuschneiden und den frei gemachten Sexualapparat in feuchter Luft mittelst einer Nadel zu befestigen. Haben sich hier die Filamente von dem durch die Operation gegebenen Reiz erholt, so sind sie nach aussen convex oder auch concav vom Griffel hinreichend abstehend, um sich frei bewegen zu können. — Die Filamente sind nicht rund; ihr (bezüglich der Blüthe) radialer Durchmesser ist bedeutend kleiner als der tangentiale. Sie bestehen aus einem 3—4 schichtigen Mantel langer, cylindrischer, durch gerade dünne Querwände getrennter Parenchymzellen, umgeben von einer Lage ähnlich geformter Epidermiszellen (mit starker Cuticula), die an vielen Stellen zu Haaren auswachsen, deren jedes durch eine Längswand getheilt ist. Zwischen den Parenchymzellen liegen geräumige Intercellulargänge; die Mitte des Parenchyms ist von einem zarten Fibrovasalstrang durchzogen, der gleich der Epidermis von dem turgescirenden Parenchym stark gedehnt ist.

Berührt man bei dem zuerst genannten Präparat ein nach aussen convex gebogenes, unten an der Corolle, oben an der Antherenröhre befestigtes Filament, so wird es gerade, also kürzer und legt sich an den Griffel an; geschieht dies bei allen Filamenten, so wird die beträchtliche Verkürzung derselben durch das Herabziehen der Antherenröhre bemerkbar; nach einigen Minuten verlängern sich die Filamente wieder, dabei convex nach aussen sich wölbend, und sind dann wieder reizbar. — Benutzt man die zweite Art von Präparaten, wo die Filamente unten abgeschnitten frei beweglich sind, so überzeugt man sich leicht, dass jede Berührung derselben eine rasch erfolgende Krümmung bewirkt; berührt man die Aussenseite, so wird diese zuerst concav, dann convex, berührt man die Innenseite, so wird diese concav, darauf zuweilen ebenfalls convex. Die Verkürzung des gereizten Filaments beginnt im Moment der Berührung, erreicht nach einiger Zeit ihr Maximum, worauf sogleich wieder die Verlängerung beginnt, die anfangs rasch, dann immer langsamer werdend fortschreitet.

Ueber die Mechanik dieser Bewegungen besitzen wir eine mit vielem Scharfsinn durchgeführte Untersuchung Pfeffer's, bei der vorwiegend die Filamente von Cynara Scolymus und Centaurea jacea als Object benutzt wurden. Das Folgende enthält die wichtigeren Ergebnisse Pfeffer's.

Die Filamente der genannten Arten sind 4—6 Mm. lang; der tangentiale Durchmesser bei Cynara ist circa 0,42 Mm., der radiale 0,2 Mm.; bei Centaurea circa 0,24 und 0,14 Mm. Das axile Gefässbündel ist dünn und zart, die reizbaren Parenchymzellen bei Cynara 2—3 mal, bei Centaurea 4—6 mal so lang als breit; ihre Querwände rechtwinkelig zur Längsaxe; alle Zellhäute, auch die des Stranges sind dünn, nur die Aussenwände der Epidermis beträchtlicher verdickt. Der sehr reichliche Zellsaft der Parenchymzellen wird von einem Wandprotoplasma von mässiger Mächtigkeit umschlossen, in welchem ein Zellkern liegt; das Protoplasma zeigt rotirende Strömung. Im Zellsaft ist ein wenig Gerbstoff und ziemlich viel Glykose gelöst.

Die Filamente sind ihrer ganzen Länge nach reizbar, d. h. sie können sich durch Berührung überall verkürzen. Durch besondere Vorrichtungen gelang es Pfeffer, die Verkürzungen bei 100-, oder 200facher Vergrösserung zu messen. Die Verkürzungen können 8 bis 22 % der Länge im ungereizten Zustand betragen; dabei findet eine Verdickung des Filamentes statt, die aber viel zu gering ist, um der Verkürzung mit blosser Formänderung zu entsprechen, vielmehr auf eine sehr beträchtliche Volumenabnahme hinweist; diese Volumenabnahme wird durch Austritt von Wasser aus den Zellen in die Intercellularräume bedingt; aus diesen quillt es am Querschnitt des Filaments, wie Pfeffer direct beobachtete, hervor, ähnlich wie bei den Organen der Mimosen. Sind die Intercellularen durch Injection

---

Zeitg. 1861. No. 4. — Unger: ebenda 1862. No. 15 und 1863, No. 46. — Pfeffer: Physiologische Untersuchungen. Leipzig 1873, p. 80 ff.

mit Wasser gefüllt, so sind die Filamente noch reizbar und die Auspressung des Wassers am Querschnitt in Folge einer Reizung ist dann noch deutlicher.

Die Filamente sind sehr dehnbar und dabei sehr vollkommen elastisch; sie lassen sich bis auf das Doppelte ihrer Länge ausdehnen, und ziehen sich dann wieder auf ihre ursprünglichen Dimensionen zusammen.

Im reizbaren Zustand ist der axile Strang und die Epidermis durch das schwellende Parenchym stark gedehnt, aber auch im gereizten Zustand, nach der Contraction, besteht noch eine ähnliche, wenn auch viel schwächere Spannung.

Die etwaige Annahme, die Reizbewegung beruhe darauf, dass die Elasticität der Zellwände selbst durch den Reiz plötzlich erhöht werde, und eine Contraction der ganzen Zellen unter Wasseraustritt bewirke, widerlegt Pfeffer durch den Nachweis, dass die Elasticität gereizter und ungereizter Filamente dieselbe ist.

Auch die Annahme, dass die Permeabilität der Zellwände durch den Reiz plötzlich vergrössert werde und so den Wasseraustritt vermittele, macht er im höchsten Grade unwahrscheinlich; indem er zugleich zeigt, dass das austretende Wasser unter hohem Druck filtrirt, liefert er ferner den Nachweis, dass die gewöhnliche Permeabilität (Filtrationsfähigkeit) organischer Häute vollkommen ausreicht, den Austritt der immerhin geringen Wassermengen aus gereizten Zellen erklärlich finden zu lassen, dass also eine besondere Veränderung der Zellhäute, die sie plötzlich filtrationsfähiger macht, nicht nöthig scheint. — Die Annahme Hofmeister's, dass durch den Reiz nicht ein Wasseraustritt aus dem Lumen der Zelle, sondern nur eine Ausstossung des in der Haut selbst imbibirten Wassers bewirkt werde, widerlegt Pfeffer durch den Nachweis, dass die sich verkürzenden Seitenwände der Parenchymzellen sich verdicken, und er hätte hinzufügen dürfen, dass unter jener Annahme zwar eine Verkürzung leerer, aber nicht eine solche prall gefüllter Zellen möglich sei.

Nachdem es Pfeffer, wenn auch nicht bestimmt erwiesen, so doch sehr unwahrscheinlich gemacht hat, dass durch den Reiz die Zellhaut selbst eine plötzliche Veränderung erfahre, weist er auf die Wahrscheinlichkeit hin, dass dies in dem Protoplasma geschehen könne, welches die Wand als geschlossener Sack auskleidet. Indem ich den Leser auf seine ausführlichen Deductionen über diesen Punct verweise, will ich nur zur Verdeutlichung der Frage Folgendes hervorheben: es leuchtet ein, dass bei gleichbleibender Permeabilität einer stark gespannten Zellhaut das Ausfiltriren von Wasser aus ihrem Inhalt davon abhängen kann, ob das die Wand auskleidende Protoplasma filtrationsfähig ist oder nicht; ist es nicht filtrationsfähig, so wird es in Folge der endosmotischen Steigerung des hydrostatischen Druckes immer fester an die Zellwand angepresst; bewirkt nun irgend eine Ursache, dass das Protoplasma jetzt plötzlich für Wasser durchlässig wird, so wird dieses nicht nur durch den protoplasmatischen Wandbeleg, sondern auch durch die Wand (Zellhaut) selbst hindurchfiltriren, da diese erwiesenermaassen hinreichend filtrationsfähig ist. Die Möglichkeit einer solchen Veränderung des Protoplasma in der turgescirenden Zelle durch einfache Berührung wäre also zu erweisen und zugleich darzuthun, warum diese plötzliche Erhöhung der Permeabilität des Protoplasma nach dem erfolgten Reiz wieder aufhört, denn darauf beruht die Wiederherstellung der Reizbarkeit. Indem ich auch hierüber den Leser auf die Darstellungen in der genannten Arbeit verweise, möchte ich meinerseits nur hervorheben, dass Änderungen in der Permeabilität des Protoplasma, wie sie hier gefordert werden, in der That bekannt sind: wenn sich der Protoplasmakörper einer Spirogyrazelle zum Zweck der Conjugation zusammenzieht, so ist das nur dadurch möglich, dass er für Wasser permeabler wird, denn der grösste Theil des Zellsaftwassers tritt aus, während sich das Protoplasma contrahirt; solange die Zelle im Wachsen begriffen und turgescent war, fand dies nicht statt. Wäre nun die Zellhaut der conjugirenden Spirogyrazelle vorher sehr gedehnt und zugleich sehr elastisch, so würde sie sich gleichzeitig mit dem Protoplasma contrahiren, und das von diesem ausgestossene Wasser ebenfalls durch sich selbst austreten lassen; allein die Zellhaut der Spirogyra ist wenig gedehnt, zugleich starr, sie ändert ihren Umfang nicht beträchtlich, während das Protoplasma sich contrahirt; das aus letzterem austretende

Zellsaftwasser findet daher hinreichendes Unterkommen in dem Zwischenraum zwischen dem Protoplasma und der Haut. Man könnte einwenden, die Contraction des Protoplasma der zur Copulation sich anschickenden Spirogyrazelle erfolge eben doch nicht auf einen von aussen einwirkenden Reiz, nicht in Folge einer blossen Berührung; das ist richtig, aber das Beispiel zeigt, dass die Permeabilität des Protoplasma sich überhaupt ändern kann. Zudem weiss man, dass das Protoplasma mancher Zellen, wenn sie von aussen gedrückt werden, sich contrahirt, was nur durch Wasseraustritt aus ihm möglich ist; wenn dabei die Zellhaut steif bleibt, so ist dies Folge ihrer geringen vorhergehenden Dehnung und Dehnbarkeit. Würde die Haut einer so durch Druck veränderten Zelle sich ebenso stark wie das Protoplasma contrahiren, so hätten wir das, was oben als Folge eines Berührungsreizes für eine Parenchymzelle gefordert wurde. Es scheint also nach diesen Erwägungen, dass die Reizbarkeit im engeren Sinne allein dem Protoplasma angehört; das Zustandekommen »reizbarer Organe« aber wesentlich darauf beruhe, dass das reizbare Protoplasma von Zellhäuten umgeben ist, welche durch Turgescenz eine sehr bedeutende Dehnung erfahren und durch vollkommene Elasticität im Stande sind, der Contraction des gereizten Protoplasma zu folgen.

---

c) Die reizbaren Staubfäden von Berberis[1]) weichen in ihrer Mechanik von denen der Cynareen beträchtlich ab, vor Allem darin, dass sie nur auf der Innenseite, nicht auf der Aussenseite reizbar sind; wichtiger aber scheint, dass das reizbare Parenchym keine Intercellularräume enthält; zwischen den übrigens dünnwandigen Zellen findet sich reichlich sog. Intercellularsubstanz von quellungsfähiger Beschaffenheit. — Eine Berührung der Innenseite des Filaments bewirkt eine Krümmung desselben in seiner ganzen Länge, und Pfeffer gelang es auch hier zu zeigen, dass, wenn das Filament quer durchschnitten ist, eine Reizung mit Auspressung von Wasser am Querschnitt verbunden ist.

d) Ueber die mechanischen Einrichtungen des reizbaren Gynostemiums von Stylidium, der Blattlappen von Dionaea muscipula, der Blattborsten von Drosera, die Narbenlappen von Mimulus u. a. ist noch zu wenig Sicheres bekannt, als dass sich in Kürze etwas Belehrendes darüber sagen liesse[2]).

**§ 30. Mechanik der durch Temperatur- und Lichtschwankungen bewirkten Reizbewegungen[3]).** Werden Pflanzen mit beweglichen Laubblättern, wie die genannten Papilionaceen und Oxalideen, nachdem sie am Licht gestanden haben, plötzlich verdunkelt, so nehmen die Blätter nach einiger Zeit die Nachtstellung an, indem sie sich, je nach der Art der Pflanze, aufwärts oder abwärts zusammenlegen (§ 28). Lässt man nun auf die im »schlafenden« Zustand befindlichen abermals Licht einwirken, so öffnen sich die Blätter wieder und nehmen die sogenannte Tagstellung an. In gleichem Sinne, wenn auch schwächer als vollständige Verdunkelung, wirkt auch blosse Beschattung.

---

1) Unger: Anatomie und Physiol. der Pfl. 1855, p. 419. — Kabsch: bot. Zeitg. 1861, p. 26. — Pfeffer: Physiol. Unters. p. 157.

2) Man vergl. Unger: Anat. u. Phys. 1855, p. 419. — Suringar (über Drosera): Vereeniging voor de Flora van Neederland eng. den 15. Juli 1853. — Nitschke (über Drosera) in bot. Zeitg. 1860. No. 26 ff. — Snetzler (über Berberis) im Bulletin de la société Vaudoise des sc. nat. X. 1869. — Kabsch (über Berberis, Mimulus u. a.): botan. Zeitg. 1861. No. 4. — Kabsch (über Stylidium): botan. Zeitg. 1861, p. 345. Taf. XIII. — A. W. Bennet: the movements of the glands of Drosera in Quarterly journal of the microscopical society. Octob. 1873.

3) Dutrochet: mém. pour. servir etc. T. I, p. 509. — Meyen: neues System der Pflanzen-Physiol. T. III, p. 487. — Sachs: bot. Zeitg. 1857. No. 46, 47. — Bert: rech. sur les mouvements de la sensitive. Paris 1867. — Millardet: nouvelles recherches sur la periodicite de la sensitive. Marburg 1869. — Pfeffer: Physiol. Unters. Leipzig 1873, p. 66, 78. Einiges oben Gesagte nach brieflichen Notizen Pfeffer's.

Diese Thatsachen zeigen, dass Schwankungen der Lichtintensität Krümmungen der Bewegungsorgane veranlassen. Sind diese letzteren auch zugleich für Erschütterung reizbar, wie bei Mimosa und Oxalis acetosella, so bringt Verdunkelung eine ähnliche Blattstellung hervor wie Erschütterung. Die inneren Zustände sind dabei aber, wie bereits erwähnt, sehr verschieden; denn die durch Verdunkelung bewirkte Zusammenfaltung ist mit Steigerung der Steifheit der Organe, also mit Zunahme des Wassergehalts und der Turgescenz, die Reizstellung dagegen mit Abnahme derselben verbunden, wie Brücke zuerst an Mimosa zeigte; auch bei den nicht durch Erschütterung reizbaren Blättern von Phaseolus fand Pfeffer (nach brieflicher Notiz) die Nachtstellung mit Zunahme der Steifheit verbunden. Umgekehrt findet demnach durch nun eintretende Beleuchtung oder Steigerung der Lichtintensität Verminderung der Steifheit (des Turgors) statt. Dieser Einfluss der Lichtschwankungen auf die Turgescenz der Bewegungsorgane bewirkt dadurch Auf- und Abwärtskrümmungen, dass die betreffenden Turgescenzänderungen auf der einen Seite des Organs rascher und energischer eintreten, als auf der anderen. Temperatursteigerung dagegen, welche das Bewegungsorgan unmittelbar trifft, ist bei Oxalis, in geringem Grade auch bei Phaseolus (nach Pfeffer) mit Zunahme der Steifheit (also auch des Wassergehalts und Turgors) verbunden und bewirkt eine Bewegung im Sinne der Nachtstellung, also stärkere Turgescenz der Oberseite.

Wirken demnach Steigerung der Lichtintensität und Temperaturzunahme gleichzeitig auf ein und dasselbe Bewegungsorgan, so wird die Krümmung desselben eine resultirende beider Schwankungen sein: je nachdem die eine oder die andere überwiegt, wird sich das Blatt mehr der Tag- oder der Nachtstellung nähern. Uebrigens ist über die Wirkung der Temperaturschwankungen noch weniger Sicheres bekannt, als über die des Lichtes.

Pfeffer, der sich seit längerer Zeit eingehender, als es bisher geschah, mit der Mechanik der durch Lichtschwankungen bewirkten Reizbewegungen beschäftigt, theilt mir zum Zweck der Publication an dieser Stelle noch Folgendes mit: »Durch eine Verdunkelung wird das Expansionsstreben in beiden antagonistischen Hälften, in dem ganzen Gewebecomplex des Organs überhaupt, gleichsinnig gesteigert, umgekehrt bei Beleuchtung: eine Seite ist dabei immer die stärker reagirende. Die Expansionskraft nimmt in der Hälfte, welche convex wird, relativ schneller zu, kann aber in der anderen Hälfte ansehnlicher werden; aus diesem Grunde folgt auf jede durch Verdunkelung hervorgerufene Bewegung nach einiger Zeit eine entgegengesetzte, der Gleichgewichtslage zustrebende Bewegung. — Es ist vollkommen sicher, dass eine Verdunkelung nicht nur ein einfaches Schliessen, sondern auch eine Nachwirkung zur Folge hat, dass wie bei einem angestossenen Pendel die Bewegungen noch einige Male hin- und hergehen, indem die Amplitude sich rasch verringert.«

Bert[1] zeigte, dass Mimosa, während fünf Tagen ununterbrochen beleuchtet, die Amplitude ihre periodischen Bewegungen sehr ansehnlich verminderte (während die Reizbarkeit zunahm). Pfeffer fand ebenso, dass bei Acacia lophantha unter constanter Beleuchtung nach einem bis einigen Tagen die täglichen periodischen Bewegungen aufhören; wird diese Pflanze dann verfinstert, so erfolgt Schliessen, dann Oeffnen, und nun bei constanter Dunkelheit nach einem bis einigen Tagen wiederholtes Oeffnen und Schliessen. War die Pflanze vor der Verdunkelung stark beleuchtet, dann dauerte das Zeitmaass der ersten und auch der folgenden Oeffnungs- und Schliessungsbewegungen ungefähr je 24 Stunden. Dies ist auch dann der Fall, wenn die Verdunkelung am Morgen vorgenommen wird, die erste Schliessung also

1) Bert, mém. de l'Acad. des sc. phys. et nat. de Bordeaux 1866. Bd. VIII, p. 41.

auf den Tag fällt. Pfeffer hält auch diese Erscheinungen (ähnlich wie bei den beweglichen Blüthen und wachsenden Laubblättern) für eine Nachwirkung des vorhergehenden Wechsels von Tag und Nacht, die nicht mit den spontan periodischen Bewegungen derselben Organe verwechselt werden darf, da diese auch dann noch fortdauern, wenn jene bereits verschwunden sind, und da das Zeitmaass ihrer Periode ein anderes, geringeres ist.

§ 31. **Mechanik der spontan periodischen Bewegungen.** Ueber die Existenz spontan periodischer, nicht unmittelbar durch äussere Einflüsse hervorgerufener Bewegungen wurde schon § 28, p. 854 berichtet, und besonders hervorgehoben, dass wir als klarstes Beispiel die der Seitenblättchen von Hedysarum gyrans betrachten dürfen; die raschen Auf- und Abschwingungen dieser Blättchen finden (bei hoher Temperatur) unter constanter Beleuchtung wie bei constanter Finsterniss statt. Ansehnlich sind auch die spontanen Bewegungen der Foliola von Oxalis acetosella und Trifolium pratense, die in constanter Finsterniss und Temperatur ohne Erschütterungen binnen 1—4 Stunden Hin- und Herbewegungen von 30—90 Bogengraden machen. — Die Unabhängigkeit dieser spontanen Bewegungen von der Nachwirkung der Lichtreize wurde schon im vorigen Paragraphen angedeutet; Pfeffer demonstrirt dieselbe besonders an dem grossen Endblättchen des Blattes von Hedysarum gyrans, welches mit ziemlich geringer Amplitude und in ziemlich kurzen Zeiten spontane Auf- und Abschwingungen macht. Während die im Dunkelen fortdauernde »Tagesperiode« (§ 30) nach und nach abnimmt, dauern die spontanen Bewegungen fort: bei Trifolium und Oxalis sei diese »nachwirkende Tagesperiode« sehr schwach, weshalb die rein spontanen Bewegungen in constanter Finsterniss ohne Weiteres klar hervortreten.

Dass auch diese spontan periodischen Bewegungen durch Turgescenzänderungen, also durch Ein- und Austritt von Wasser bewirkt werden, kann nach Allem, was bisher über die verschiedenen Bewegungen wachsender und ausgewachsener Organe bekannt ist, kaum zweifelhaft sein. Da sie, wie Pfeffer beobachtete, ohne Aenderung der Biegungsfestigkeit der Organe stattfinden, so ist wahrscheinlich, dass gleichzeitig die eine Hälfte des Gewebes an Expansionskraft um ebenso viel zunimmt, als die andere daran verliert; was darauf hindeutet, dass bald die eine, bald die andere Gewebehälfte der anderen einen Theil ihres Wassers entzieht.

Batalin (Flora 1873, No. 29) behauptet, dass bei Mimosa und Phaseolus vulgaris jede periodische Krümmung von Zuwachs begleitet ist, wenn auch von sehr geringem. Eine einfache Berechnung ergiebt jedoch, dass die periodischen Bewegungen dieser Organe nicht auf periodischem Wachsthum der Ober- und Unterseite beruhen können.

Die Frage, warum die beiden Seiten des Organs abwechselnd stärker und schwächer turgesciren, lässt sich gegenwärtig ebenso wenig beantworten, wie die, warum bei nutirenden, im Wachsen begriffenen Blättern, Stengeln, Ranken u. s. w. bald die eine, bald die andere Seite stärker wächst.

## Sechstes Kapitel.

# Die Sexualität.

§ 32. **Das Wesen der Sexualität**[1]) liegt darin, dass im Verlauf der Entwickelung der Pflanze zweierlei Zellen erzeugt werden, die einzeln für sich nicht weiter entwickelungsfähig sind, aus deren materieller Vereinigung aber ein entwickelungsfähiges Product hervorgeht.

In verhältnissmässig nur wenigen Fällen und nur bei sehr einfach gebauten Pflanzen, wie den Desmidieen und Mesocarpeen, Volvocineen, sind die beiden sich vereinigenden Zellen von gleicher Entstehung, gleicher Grösse, Form und gleichem Verhalten bei der Verschmelzung; dennoch sind sie wahrscheinlich auch hier innerlich verschieden; da sonst die Nothwendigkeit ihrer Vereinigung zu einem entwickelungsfähigen Product (hier der Zygospore) nicht einzusehen wäre; bei manchen anderen Conjugaten, wie den Spirogyren, tritt dieser innere Unterschied wenigstens darin zu Tage, dass die eine der conjugirenden Zellen zu der anderen unbeweglichen hinübergleitet; gewöhnlich aber, und schon bei vielen Algen (Vaucheria, Oedogonium, Coleochaete, Fucus u. a.) und Pilzen (Saprolegnieen), ferner bei allen Charen, Muscineen und Gefässpflanzen macht sich eine vielseitige Verschiedenheit der Sexualzellen in Grösse, Form, Beweglichkeit, Entstehung und Betheiligung an der Bildung des sexuellen Products geltend, eine Verschiedenheit, die zumal bei den Algen und Pilzen in den mannigfaltigsten Abstufungen hervortritt, so dass zwischen der Conjugation gleichartiger Zellen und der Befruchtung der Eizellen durch Spermatozoiden Uebergänge bestehen, die jede Grenze als künstlich und unnatürlich erscheinen lassen; auch die Differenz der Sexualzellen bildet sich wie die äussere und innere Gliederung der Pflanzen nur nach und nach und schrittweise heraus, und es ist gerade deshalb wahrscheinlich, dass auf den niedersten Stufen des Pflanzenreichs überhaupt noch keine Sexualität besteht, oder dass es wenigstens einmal Pflanzen der einfachsten Organisation gab, bei denen sie noch nicht bestand.

Ueberall, wo eine äussere Verschiedenheit der beiden Sexualzellen wahrnehmbar ist, verhält sich die eine bei der Vereinigung activ, sie verliert aber dabei ihre selbständige Existenz; die andere erscheint bei der Vereinigung passiv, sie nimmt die Substanz jener in sich auf und liefert die meist weit überwiegende Masse des ersten Bildungsmaterials für das unmittelbare Product der Vereinigung; jene wird als männliche, diese als weibliche Zelle (Eizelle, Ei) bezeichnet.

Diese wesentlichsten Momente der Sexualität lassen sich noch bei der Befruchtung der Ascomyceten und Florideen aufweisen, wenn auch die äussere Erscheinung der Befruchtungsorgane, des Ascogons und Trichophors einer-, des Pollinodiums andererseits von der bei anderen Pflanzenklassen auffallend verschieden ist.

Gewöhnlich befindet sich die weibliche Zelle während des Geschlechtsactes im Zustand einer hautlosen, nackten Primordialzelle (nicht so bei den Ascomyceten

1) Die Thatsachen, welche den Betrachtungen dieses Paragraphen zu Grunde liegen, sind sämmtlich im II. Buch ausführlich mitgetheilt, wo auch die betreffende Literatur nachzusehen ist.

und Florideen); sie entsteht entweder durch blosse Contraction des Protoplasmakörpers einer vorher schon mit Zellhaut umkleideten Zelle (Oogonium der Vaucherien, Oedogonien, Coleochaeten, bei den Muscineen und Gefässkryptogamen), oder durch Theilung des Protoplasma einer solchen unter Contraction und Abrundung (Saprolegnieen, Fucaceen), oder durch freie Zellbildung, wie im Embryosack der Angiospermen. In diesen Fällen ist die Eizelle kugelig oder ellipsoidisch, nur bei den Angiospermen zuweilen von grösserer Länge; im Allgemeinen hat sie die einfachste Form, welche die Pflanzenzelle anzunehmen im Stande ist, mit der äusseren Abrundung ist auch der Mangel innerer Differenzirung verbunden, wenigstens erscheint diese, wo sie vorhanden ist (Chlorophyll und körnige Einschlüsse bei Oedogonien und anderen Algen) als ein für die Befruchtung selbst nebensächliches Moment. — Die Eizelle (oder das ihr äquivalente Ascogon) ist niemals activ beweglich, auch wenn sie, wie bei den Fucaceen, nach aussen entleert wird und durch die anhängenden Spermatozoiden in Rotation geräth (Fucaceen); gewöhnlich bleibt sie in der sie erzeugenden Mutterzelle (Oogonium bei Algen und Pilzen, Centralzelle des Archegoniums der Muscineen und Gefässkryptogamen, Corpusculum der Gymnospermen, Embryosack der Angiospermen) eingeschlossen, wo sie die Befruchtung durch die männliche Zelle erwartet. Während die letztere durch die Vereinigung als Zelle zu Grunde geht, wird die Eizelle zu einer vollständigeren Individualisirung angeregt, die sich zunächst überall durch Bildung einer Zellstoffhaut ausspricht, auch dann, wenn die Eizelle durch blosse Contraction des Protoplasma eines Oogoniums entstand, in dessen Zellhaut sie noch eingeschlossen liegt, wie bei den Oedogonien und Vaucherien; auch in dieser Hinsicht verhält sich die Zygospore der Conjugaten und Mucorineen wie eine befruchtete Eizelle.

Die männlichen Zellen zeigen in ihrer Form und ihrem Verhalten bei der Befruchtung grössere Verschiedenheiten. Sie bewegen sich immer zu der ruhenden Eizelle hin; passiv vom Wasser getragen bei den Florideen, activ schimmend bei den Fucaceen, Vaucherien, Oedogonien und anderen Algen, bei allen Characeen, Muscineen und Gefässkryptogamen; oder die männliche Zelle wächst zur weiblichen hin (Antheridienschläuche der Saprolegnieen, die Pollinodien der Ascomyceten) oder sie wird passiv auf das Conceptionsorgan übertragen, wie das Pollenkorn der Phanerogamen, die Befruchtungskörper der Florideen. — Die grosse Verschiedenheit der Gestalt der männlichen Zellen tritt hinreichend hervor, wenn man die rundlichen, schwärmsporenähnlichen Spermatozoiden der Oedogonien und Coleochaeten mit den fadenförmigen der Characeen, Muscineen und Gefässkryptogamen und mit dem Pollenschauch der Phanerogamen vergleicht; offenbar ist die Form wesentlich darauf berechnet, die richtige Bewegung zu vermitteln, den befruchtenden Stoff in einer den jeweiligen Verhältnissen entsprechenden Weise zur weiblichen Zelle hinzutragen, während für die Befruchtung der letzteren selbst wohl nur die Qualität des Stoffes in Betracht kommt. — Nach dem gegenwärtigen Stande der Beobachtungen darf man annehmen, dass die Befruchtung immer in einer Vermischung der befruchtenden Substanz der männlichen Zelle mit dem Protoplasma der weiblichen besteht; bei der Conjugation ist die Vermischung durch die Verschmelzung beider Zellen gegeben, bei der Befruchtung der Oedogonien und Vaucherien wurde von Pringsheim das Eindringen des Spermatozoids in das Protoplasma der Eizelle und seine Auflösung in diesem beobachtet; die

Spermatozoiden der Muscineen und Farne wurden von Hofmeister, die der Marsilien von Hanstein bis in die Archegonien, die der Farne von Strasburger bis in die Eizelle hinein verfolgt; dass nun auch bei den Phanerogamen eine Vermischung gewisser durch Diffusion übertretender Stoffe des Pollenschlauchs mit der Eizelle, bei den Ascomyceten des Pollinodiums mit dem Inhalt des Ascogons stattfindet, darf aus der Analogie geschlossen werden; es wäre sonst unerklärlich, wie die blosse Berührung des oft dickwandigen Pollenschlauchs mit dem Embryosack, resp. des Pollinodiums mit dem Ascogon dieses befruchten sollte, während bei jenen eine so vollständige Verschmelzung der männlichen und weiblichen Zelle dazu nöthig ist.

Gewöhnlich ist das durch den Sexualact erzeugte Product ein neues Individuum in dem Sinne, dass dasselbe mit der Mutterpflanze in keinem organisirten Zusammenhange mehr steht, mit ihm nicht verwachsen ist; so ist es selbst bei den Muscineen, wo das Sporogonium, und bei den Phanerogamen, wo der Embryo von der Mutterpflanze zwar ernährt wird, ein wirklicher Gewebeverband zwischen ihr und der Letzteren jedoch nicht besteht. Abweichend davon verhalten sich die Ascomyceten (Peziza, Eurotium, Erysiphe) und Florideen, bei denen durch die Befruchtung das weibliche Organ selbst oder mit ihm verbundene Zellen zu neuer Sprossung angeregt werden, aus welcher der Fruchtkörper und die von ihm umhüllten Sporen hervorgehen; erst nach Vollendung dieses durch den Sexualact angeregten, complicirten Vegetationsvorganges werden die an sich ungeschlechtlichen Sporen frei, um nun mit der Mutterpflanze nicht verwachsene Individuen zu erzeugen.

Die Sexualzellen derselben Pflanze sind nicht blos äusserlich verschieden; die Unfähigkeit jeder einzelnen für sich, einen neuen Entwickelungsprocess einzuleiten, während beide zusammen ein lebensfähiges Product liefern, zeigt, dass einer jeden gewisse Eigenschaften fehlen, welche die andere besitzt und ergänzt. Diese Verschiedenheit der Sexualzellen, die sexuelle Differenz, wird auf einem mehr oder minder langen Wege vorbereitet, durch den Geschlechtsact ausgeglichen, das geschlechtlich erzeugte Product verdankt seine Entstehung der Ausgleichung der sexuellen Differenz. Bei den Conjugaten u. a., wo die sexuelle Differenz äusserlich gering, oft selbst unmerklich ist, sind auch die vorausgehenden Entwickelungsprocesse gleichartig, die Mutterzellen und Urmutterzellen der beiden Sexualzellen sind äusserlich nicht verschieden. Wo aber die sexuelle Differenz grösser wird, da erscheint sie schon in den vorausgehenden Entwickelungsprocessen vorbereitet; so ist die Mutterzelle der Spermatozoiden der Oedogonien anders geformt als die Mutterzelle des Eikörpers; die Verschiedenheit in der Vorbereitung macht sich bei den Oedogonien mit Zwergmännchen besonders auffallend geltend. Bei den Vaucherien sind die Zweige, welche zu Antheridien werden, schon frühzeitig von denen verschieden, welche das Oogonium bilden; die geschlechtliche Differenz der Characeen wird in der ganz verschiedenen Entwickelung der Sporenknospen und Antheridien weit ausholend vorbereitet, auch die Stellung beider Geschlechtsorgane am Blatt ist hier eine constant verschiedene; ebenso wird bei den Muscineen und Gefässkryptogamen die Entstehung der Spermatozoiden und die der Eizellen durch die Bildung der Antheridien und Archegonien in verschiedener Weise vorbereitet; bei den Phanerogamen sind Pollen- und Eizellen immer Producte verschiedener Gebilde, der Antheren und Samen-

knospen, deren Verschiedenheit lange vor der Anlage der Geschlechtszellen selbst hervortritt. — Die Vorbereitung beschränkt sich aber nicht auf die Verschiedenheit der Organe, welche die Sexualzellen unmittelbar produciren, sie greift in den verschiedenen Klassen oft so weit zurück, dass die ganze Pflanze als männliche oder weibliche Pflanze sich ausbildet, indem sie nur männliche oder nur weibliche Geschlechtszellen erzeugt; so schon bei manchen Algen, Characeen, Moosen, den Prothallien der Gefässkryptogamen; bei den Phanerogamen wird die Blüthe eine männliche oder eine weibliche, oder die ganze Pflanze bringt nur männliche oder weibliche Blüthen.

Sehr merkwürdig ist die Thatsache, dass die sexuelle Vorbereitung selbst über die durch den Generationswechsel gegebenen Wendepuncte in der Entwickelung des Individuums hinausgreift; bei den Algen, Characeen, Muscineen, Farnen, Equiseten stellt sich der Generationswechsel so dar, dass die eine der Wechselgenerationen während ihrer Entwickelung die Geschlechtsdifferenz ausbildet, dass dagegen in der folgenden Generation die sexuelle Differenz ausgeglichen ist; man hat also in diesen Fällen eine geschlechtliche und eine ungeschlechtliche (neutrale) Generation im Entwickelungsgang des Individuums: die ungeschlechtliche Generation ist das Product der Ausgleichung der sexuellen Differenz der Geschlechtsgeneration; beide Generationen sind zumal bei den Muscineen und Gefässkryptogamen morphologisch wesentlich verschieden, sie folgen ganz verschiedenen Entwicklungsgesetzen, einer der Wendepuncte tritt dabei immer in der befruchteten Eizelle ein; das aus der ungeschlechtlichen (neutralen) Spore entwickelte Prothallium der Farne und Equiseten z. B. ist morphologisch ein Thallus ohne Blätter und ohne Wurzeln, physiologisch ist seine Bedeutung durch die Erzeugung der Antheridien und Archegonien bestimmt: die befruchtete Eizelle des Archegoniums dagegen bildet das Farnkraut, morphologisch charakterisirt durch die Differenzirung in Stamm, Blatt, Wurzel; in geschlechtlicher Beziehung aber ist diese morphologisch differenzirte Pflanze indifferent, neutral, sie entwickelt keine männlichen und weiblichen Zellen, aber ungeschlechliche Sporen. Vergleicht man nun mit diesen Verhältnissen den Entwickelungsgang der Rhizocarpeen und Selaginellen, so zeigt sich, dass die beiden Generationen, Prothallium und sporenbildende Laubpflanze, noch wesentlich in demselben Verhältniss zu einander stehen wie bei den Farnen und Equiseten; allein die sexuelle Differenz greift hier schon auf die Spore selbst zurück, die Sporen sind von zweierlei Art, grosse weibliche, welche das kleine weibliche Prothallium erzeugen, und kleine männliche, welche nur Spermatozoiden bilden. Die Vorbereitung dieser sexuellen Differenz macht sich schon innerhalb der ungeschlechtlichen Generation dadurch geltend, dass Sporangien von bestimmter Stellung nur weibliche, andere nur männliche Sporen bilden; bei Salvinia greift die Vorbereitung noch weiter zurück, insofern jede ganze Sporenfrucht nur weibliche, oder nur männliche Sporangien erzeugt. Es wurde nun schon früher gezeigt, wie bei den Phanerogamen der Embryosack der grossen, das Pollenkorn der kleinen Spore der heterosporen Gefässkryptogamen, wie ferner das Endosperm dem Prothallium derselben entspricht. Das Endosperm (Prothallium) erscheint hier nicht mehr als selbständiger Organismus, sondern nur noch als Theil der vorhergehenden Generation, bei den Angiospermen ist es oft schon der Anlage nach rudimentär, zuweilen fehlt es; die weibliche Geschlechtszelle (Eizelle, Keimbläschen) ist hier

das unmittelbare Product des Embryosackes, der der grossen Spore entspricht; die eigentliche Geschlechtsgeneration tritt also immer mehr zurück, sie wird als solche bedeutungslos, aber die sexuelle Differenz greift auf die sporenbildende Generation zurück, diese selbst bildet in sich, d. h. an ihren Staubblättern und Samenknospen die Geschlechtsorgane, und, wo die phanerogame Pflanze eine diöcische ist, da trifft die sexuelle Differenz das ganze Individuum, es ist entweder weiblich oder männlich; bei allen Kryptogamen dagegen ist es immer nur die eine Generation im Entwickelungsgange des Individuums, welche diöcisch auftreten kann.

Der durch die Vereinigung der Sexualzellen, durch die Befruchtung hervorgerufene Entwickelungsprocess beschränkt sich gewöhnlich nicht blos auf den erzeugten Embryo, sondern auch in der Mutterpflanze selbst finden mannigfaltige Veränderungen statt; bei den Coleochaeten ist die Berindung der Oospore eine solche, bei den Characeen wachsen nach der Befruchtung die Hüllschläuche der Sporenknospe, ihre Windungen werden zahlreicher, ihre Häute verholzen auf der Innenseite; bei den Lebermoosen entstehen verschiedene Umhüllungen aus der Mutterpflanze, welche die in der Calyptra eingeschlossene Frucht umgeben; bei den Laubmoosen ist die Bildung der Vaginula, bei allen Muscineen die Ausbildung der Calyptra selbst hierher zu rechnen. Das den heranwachsenden Farnembryo umgebende Gewebe des Prothalliums wächst anfangs lebhaft mit; bei den Phanerogamen beruht die ganze Ausbildung des Samens und der Frucht auf den in der Mutterpflanze durch die Befruchtung in der Eizelle hervorgerufenen Veränderungen. Die beiden merkwürdigsten Fälle finden sich bei den Florideen und Ascomyceten einerseits, den Orchideen andererseits. Bei jenen bewirkt die Befruchtung überhaupt nicht unmittelbar die Bildung eines Embryos, sondern Wachsthumsvorgänge an der Mutterpflanze, in deren Folge das Cystocarp der Florideen, der Fruchtkörper der Ascomyceten entsteht. Bei den Orchideen dagegen machen sich schon vor der Befruchtung die Wirkungen der Pollenschläuche auf die Mutterpflanze geltend; Hildebrand zeigte, dass bei allen untersuchten Orchideen zur Zeit der Bestäubung die Samenknospen noch nicht conceptionsfähig sind, bei manchen (Dendrobium nobile) sind sie noch nicht einmal angelegt; erst durch das Wachsthum der Pollenschläuche im Gewebe der Narbe und des Griffels bilden sich die Samenknospen so weit aus, dass endlich die Befruchtung stattfinden kann; bei den Orchideen ist die Entstehung der weiblichen Zelle ein Resultat der Bestäubung, sie entsteht durch die Wirkung des männlichen Pollenschlauches auf das Gewebe der Mutterpflanze.

Wenn der Embryo sich innerhalb der Mutterpflanze ausbildet, wie bei den Muscineen und Gefässkryptogamen, so entzieht er dieser seine Nährstoffe, was bei letzteren mit völliger Erschöpfung und dem Absterben des Prothalliums verbunden ist; bei den Phanerogamen wird nicht nur der Embryo meist schon innerhalb der Frucht weit ausgebildet, sondern auch durch die Anhäufung von Reservenahrung im Samen, durch die Ausbildung der Frucht eine grosse Masse von Assimilationsproducten der Mutterpflanze entzogen; in vielen Fällen wird diese auch hier völlig erschöpft, sie giebt alle disponiblen Bildungsstoffe an die Samen und Früchte und stirbt ab (monocarpe Pflanzen). Es leuchtet ein, dass alle diese Veränderungen, die mannigfaltigsten Bewegungen der Stoffe in der Mutterpflanze, welche mit jenen Vorgängen verbunden sind, Folgen der Befruchtung sind, weit

greifende Folgen, welche durch die Vereinigung mikroskopisch kleiner, für die beste Wage unwägbarer Zellen hervorgerufen werden.

a) Ueber die Entstehung der Sexualität im Pflanzenreich wurden sich durch sorgfältige Discussion der bei den Thallophyten bekannten Erscheinungen vielleicht schon jetzt bestimmtere Vorstellungen gewinnen lassen, der hier gegönnte Raum reicht jedoch kaum für einige flüchtige Bemerkungen hin.

Die für eine zukünftige Theorie der Sexualität bahnbrechenden Arbeiten Pringsheim's[1]) scheinen darauf hinzuweisen, dass wir in der Paarung der Schwärmzellen von Pandorina, Ulothrix u. a. den Sexualact auf einer seiner ersten Entwickelungsstufen vor uns haben; ist dies der Fall, so folgt, dass die sexuelle Verschmelzung von Zellen erst aufgetreten ist, als die Thallophyten bereits einen ziemlich hohen Grad von morphologischer und physiologischer Ausbildung erreicht hatten; zu demselben Resultat führt die Betrachtung der Thatsache, dass, wie es scheint, die Sexualität selbst den Hydrodictyeen und den nächsten Verwandten der Ulothrix noch fehlt, und dass selbst unter den Protophyten, bei denen nichts auf Sexualität hinweist, sich schon ziemlich hoch organisirte Formen, wie die Rivularieen, vorfinden.

Beachtet man ferner, dass die einfachsten Formen der Sexualität, die Conjugation und Zygosporenbildung, bei morphologisch sehr differenten Gruppen der Thallophyten auftreten, und dass die Art der Conjugation mit der Form und Lebensweise dieser Pflanzen wechselt und grosse Verschiedenheiten zeigt, so drängt sich der Gedanke auf, es könne die sexuelle Verschmelzung von Zellen in verschiedenen Thallophytenfamilien ganz unabhängig von anderen, zu verschiedenen Zeiten aufgetreten sein. Die verschiedenen Formen der Auxosporenbildung der Diatomeen weisen darauf hin, dass sich hier die Conjugation aus ihren ersten Anfängen unabhängig von der Verwandtschaft mit den Conjugaten entwickelt habe, bei denen wieder selbst so verschiedene Modalitäten der Zygosporenbildung auftreten, dass vielleicht innerhalb dieser Familie selbst die Ausbildung der Sexualität an verschiedenen Arten zuerst begonnen hat. Die Art, wie bei den Zygomyceten die Copulation eingeleitet wird, scheint ebenfalls darauf hinzudeuten, dass hier der Sexualact von Neuem und selbständig aufgetreten ist; und für jetzt ist es ebenso schwer, die Befruchtung der Ascomyceten und Florideen aus der Form des Sexualactes einer anderen Thallophytenabtheilung historisch abzuleiten. Eher dürfte es gelingen, die Befruchtung der Oedogonieen, Vaucheriaceen, wie bereits Pringsheim andeutet, als eine weitere Entwickelungsform der Paarung von Schwärmzellen aufzufassen. — Sind, wie es den Anschein hat, die Sexualvorgänge wiederholt an verschiedenen Thallophyten zuerst aufgetreten, so konnte sich an jeden dieser Anfänge eine Reihe weiterer Ausbildungsformen anschliessen; aus welchen derselben die Archegonienbildung der Moose und Gefässkryptogamen, schliesslich also auch die Befruchtungsorgane der Phanerogamen hervorgebildet worden sein mögen, lässt sich gegenwärtig nicht übersehen.

Bei den einfachsten Formen der Sexualität kann man sich ferner die Frage vorlegen: war die sexuelle Differenz der verschmelzenden Zellen die Ursache der Verschmelzung, oder wurde nicht vielleicht die Verschmelzung ursprünglich auch ohne sexuelle Differenz bewerkstelligt, so dass diese letztere erst als secundäre Erscheinung bei weiterer Ausbildung der Pflanzenformen auftrat? — Für die erste dieser Alternativen würden solche Erscheinungen sprechen, welche auf eine gegenseitige Fernewirkung der sich paarenden oder conjugirenden Zellen hindeuten, die Erscheinungen, welche die Beobachter als ein gegenseitiges Aufsuchen der Sexualzellen mehrfach erwähnen; für die andere Alternative dagegen, dass die Verschmelzung vor dem Dasein einer sexuellen Differenz aufgetreten sein könne, spricht vielleicht die Erwägung, dass die Bildung der Copulationszweige der Zygomyceten und

1) Neben dessen zahlreichen anderen Arbeiten beziehe ich mich hier vorwiegend auf die: über die Paarung der Schwärmsporen in den Monatsber. der K. Akad. der Wiss. in Berlin 1869. October.

mancher Ascomyceten nur an solchen Stellen stattfindet, wo die Myceliumfäden einander berühren; da man weiss, dass in ähnlicher Weise auch unfruchtbare sog. Hförmige Verbindungen zwischen Pilzfäden vorkommen, und man aus guten Gründen (§ 16) annehmen darf, dass der gegenseitige Druck die Veranlassung solcher Wachsthumsvorgänge ist, so gewinnt der Gedanke einige Berechtigung, dass in diesen Fällen die Anschwellung der Copulationszweige und die Zygosporenbildung vielleicht erst aus jenen unfruchtbaren, durch Berührung hervorgerufenen Hförmigen Verbindungen von Mycelfäden sich später hervorgebildet habe. — Giebt man zu, dass die sexuelle Verschmelzung von Zellen zu verschiedenen Zeiten und bei differenten Pflanzenformen primär aufgetreten ist, so könnte auch zugegeben werden, dass in dem einen Fall die Ausbildung einer sexuellen Differenz zuerst auftrat und die Vereinigung nöthig machte, während in anderen Fällen vielleicht die durch Berührung hervorgerufenen Wachsthumsvorgänge den Anlass zur Ausbildung von Conjugationsorganen mit geschlechtlicher Differenz geben konnte.

b) Als Parthenogenesis[1]) hat man die Erscheinung bezeichnet, dass Pflanzen, die normal männliche Befruchtungsorgane bilden und durch Befruchtung ihrer Eizellen Embryonen erzeugen, zuweilen im Stande sind, auch ohne Befruchtung aus ihren weiblichen Zellen einen entwickelungsfähigen Embryo zu erzeugen. Diese im Thierreich, zumal bei Insecten häufiger vorkommende Erscheinung ist im Pflanzenreich nur in sehr wenigen Fällen thatsächlich constatirt; noch immer sind die Zweifel über die Parthenogenesis der in Europa cultivirten Caelebogyne ilicifolia nicht beseitigt; sicherer scheint dagegen, dass die Chara crinita in manchen Standorten rein weiblich auftritt und doch keimfähige Sporen massenhaft erzeugt. Als den am sichersten bewiesenen Fall darf man aber die Parthenogenesis von Saprolegnia ferax und Achlya polyandra betrachten, für welche Pringsheim neuerlich nachgewiesen hat, dass ihre Eizellen zwar gewöhnlich befruchtet werden, häufig aber auch ohne jede Befruchtung keimen und neue Pflanzen entwickeln, ohne dass dabei Abweichungen von der Keimung befruchteter Oosporen auftreten, ausgenommen die Thatsache, dass die Ruheperiode der parthenogenetischen Eizellen kürzer ist.

Von besonderem Interesse scheint mir folgende Angabe Pringsheim's über die Entstehung der parthenogenetischen Formen dieser Pflanzen: »es werden nämlich bei länger fortgesetzten Culturversuchen die aus einander erzeugten Generationen sowohl bei Saprolegnia ferax als bei Achlya polyandra kleiner, und zugleich reducirt sich in den aufeinander folgenden Generationen die Zahl der männlichen Aeste fortschreitend bis zur gänzlichen Unterdrückung, und so gehen die an Nebenästen reichen, monoecischen Formen nach und nach in gemischte und rein weibliche Formen über«. Diese Beobachtungen zeigen, dass durch fortgesetzte Cultur, also unter Mitwirkung irgend welcher ungünstiger Factoren, die bei jeder Cultur sich einschleichen, die Bildung der männlichen Sexualorgane endlich unterbleibt, und vielleicht sind es ähnliche ungünstige, die innere Organisation störende Einflüsse, welche bei Chara crinita in manchen Gewässern, wo sie seit langer Zeit angesiedelt ist, die Bildung der Antheridien endlich unterdrückt haben. Möglicherweise können aber dieselben inneren Störungen auch die Natur der weiblichen Zellen treffen, die sich zwar äusserlich in gewohnter Form ausbilden, der sexuellen Differenzirung aber entbehren, oder diese nur in geringem Grade gewinnen; es würde sich also um eine Zerstörung der früher vorhandenen sexuellen Differenz handeln, oder mit anderen Worten um eine Rückbildung derselben, die ja ebenso denkbar ist, wie die erste Entstehung und spätere Fortbildung der Sexualität. Für weitere Untersuchungen wäre die Frage in Betracht zu ziehen, ob solche Eizellen von Saprolegnia ferax und Achlya polyandra, welche von antheridientragenden Pflanzen abstammen, ebenfalls im Stande sind, parthenogenetisch (ohne Befruchtung) zu keimen, oder ob diese Fähigkeit nur solchen Eizellen zukommt, welche von Pflanzen mit reducirten oder ganz verschwundenen Antheridien abstammen. So schwierig auch die

1) Braun: die Parthenogenesis bei Pflanzen in den Abhandl. der Berliner Akademie 1856, p. 311. — Pringsheim: Jahrb. für wiss. Bot. IX, p. 191.

Beantwortung dieser Frage in der Praxis sein mag, sie scheint unerlässlich, um zu entscheiden, ob nicht eben die Ursachen, welche die Entwickelung der männlichen Organe bewirken, den Eizellen die selbständige Entwickelungsfähigkeit rauben, während in dem Maasse, wie die Bildung des männlichen Elements zurücktritt, auch die Fähigkeit zur Parthenogenesis sich steigert; da wir annehmen dürfen, dass die Befruchtung wesentlich nur den Zweck hat, der Eizelle etwas zu geben, was sie nicht besitzt, aber zur Entwickelung braucht, so muss eine parthenogenetisch keimfähige Eizelle auch ohne Befruchtung besitzen, was sie zur Entwickelung braucht, d. h. sie ist nicht sexuell differenzirt und vielleicht eben deshalb nicht, weil die Differenzirung der männlichen Elemente unterblieben ist.

c) Wirkungen der sexuellen Vereinigung. Da fast alle Pflanzen, besonders aber die meisten Thallophyten im Stande sind, sich auf ungeschlechtlichem Wege fortzupflanzen, und dies bei vielen Arten sogar die gewöhnliche Form der Fortpflanzung ist, so darf man billig fragen, welchen Sinn die sexuelle Fortpflanzung hat. Wenn es sich bei der Sexualität ausschliesslich um die Erzeugung neuer Individuen handelte, so wäre nicht einzusehen, warum dazu die ungeschlechtliche Fortpflanzung nicht ausreichen sollte. Das ganze Gewicht dieser Frage macht sich gerade bei denjenigen niederen Thallophyten geltend, die sich oft durch unzählige Generationen durch Brutkörner oder ungeschlechtliche Schwärmzellen fortpflanzen; bei vielen Phanerogamen, z. B. den Coniferen u. a., scheint es freilich, als ob ohne die Sexualität, die ja die Samenbildung einleitet, keine Fortpflanzung möglich wäre.

Allein in einem ganz anderen Lichte erscheint uns die Bedeutung der Sexualität, wenn wir die Pflanzen mit deutlich ausgesprochenem Generationswechsel betrachten, vor allem die Farne, die Equiseten, dann die Moose, die Ascomyceten u. a. Schon in § 29 des I. Buchs versuchte ich zu zeigen, dass der Generationswechsel überall, wo er im Pflanzenreich auftritt, durch die Sexualität bewirkt wird, dass es ohne sie keinen Generationswechsel in dem Sinne, wie bei den Moosen und Gefässkryptogamen giebt. In allen Fällen deutlich ausgesprochenen Generationswechsels entwickelt sich aus einer ungeschlechtlich entstandenen Spore ein Vegetationskörper, der endlich Sexualorgane erzeugt; durch die Befruchtung wird ein neuer Entwickelungsgang eingeleitet, der mit der Bildung von Sporen abschliesst. Vor der Befruchtung liegt das aus der Spore entwickelte Gebilde (die erste oder die Geschlechtsgeneration); auf die Befruchtung folgt die Sporen erzeugende ungeschlechtliche (zweite) Generation. Vergleichen wir nun die histologische und morphologische Ausbildung beider Generationen, so zeigt sich zunächst bei allen Gefässkryptogamen mit schlagender Deutlichkeit die Thatsache, dass die durch Befruchtung erzeugte Generation viel vollkommener organisirt ist, als das aus der Spore entstandene Prothallium; bei den Moosen könnte man das entgegengesetzte Verhalten annehmen, da bei ihnen die Geschlechtsgeneration die allein selbständig vegetirende und die in Blätter und Stengel sich differenzirende ist; allein die histologische Ausbildung des Sporogoniums übertrifft bei Weitem die des Moospflänzchens, und auch für die Moose gilt der Satz, dass aus der Befruchtung etwas Vollkommeneres hervorgeht, als vorher da war; derselbe Satz lässt sich aber mit derselben Evidenz, wie bei den Gefässkryptogamen auch bei den Ascomyceten darthun, wo der aus den Sexualorganen gebildete Fruchtkörper unvergleichlich vollkommener organisirt ist, als das vorausgehende Mycelium. Giebt man zu, dass die Verschmelzung der Myxoamoeben zu einem Plasmodium ein Sexualact ist, so erreicht auch bei den Myxomyceten die Entwickelung ihren Höhepunct erst nach der Verschmelzung der Sexualzellen, deren Resultat die Bildung des Fruchtkörpers aus dem Plasmodium ist.

Alle diese Fälle deutlich ausgesprochenen Generationswechsels führen zu dem Satz, dass durch den Sexualact ein Entwickelungsprozess höherer Art eingeleitet wird. Bis zu einem gewissen Grade gilt dies aber auch für die Zygomyceten, deren Zygospore eine viel vollkommener organisirte Zelle ist, als die des Vegetationskörpers; und für die Coleochaeten, Characeen und Florideen ist kaum zweifelhaft, dass die sexuell erzeugte Sporenfrucht das histologisch vollkommenste Product dieser Pflanzen ist. Wenn sich ein Gleiches für die

Oosporeen und Conjugaten nicht oder nur mit Einschränkungen behaupten lässt, so wird dadurch die Bedeutung des Sexualactes für die anderen Pflanzen nicht aufgehoben; durch ausführlichere Discussion der Thatsachen liesse sich vielmehr der Satz wahrscheinlich machen, dass die höhere Ausbildung der Volvocineen, Conjugaten, Diatomeen und Oosporen gegenüber den Protophyten vielleicht wesentlich durch die Entstehung der Sexualität gefördert wurde, wenn sich dies auch nicht in einem scharf gegliederten Generationswechsel ausspricht. Einen ähnlichen, wenn auch eigentlich den entgegengesetzten Fall, bieten die Phanerogamen dar; bei ihnen ist der Generationswechsel nur noch rudimentär vorhanden, weil im Lauf der Entwickelung dieser Pflanzen aus einem dem der Gefässkryptogamen verwandten Urtypus die sexuelle Generation (das Prothallium) bis auf ein Minimum der Ausbildung herabgesunken ist. Während bei den Oosporeen die Geschlechtsgeneration dominirt, das sexuell erzeugte Product nur unbedeutende Ausbildung erfährt, ist es dagegen bei den Phanerogamen umgekehrt die aus dem Sexualact entstandene Generation, die allein zu voller Entwickelung gelangt, während die Geschlechtsgeneration (Prothallium, Endosperm) rudimentär geworden ist. Hier haben wir das Ende, dort den Anfang phytogenetischer Entwickelungsreihen; hier ist der Generationswechsel im Verschwinden, dort auf den ersten Stufen seiner Entwickelung; wollen wir daher die Bedeutung der Sexualität für die Entwickelungsgeschichte der einzelnen Pflanze wie für die des ganzen Pflanzenreichs durchschauen, so werden wir uns an diejenigen Abtheilungen halten müssen, bei denen beide Wechselgenerationen deutlich entwickelt sind; in diesen Fällen aber, wie bei den Gefässkryptogamen, Muscineen, manchen Ascomyceten, liegt die Wirkung der Sexualität klar vor uns: *die Vereinigung der männlichen und weiblichen Zelle bewirkt die Entwickelung eines histologisch und morphologisch höher organisirten Pflanzenkörpers.*

§ 33. *Einfluss der Abstammung der Sexualzellen auf den Erfolg der Befruchtung.* Die männlichen und weiblichen Zellen oder die sie erzeugenden Organe entstehen entweder dicht neben einander oder weiter entfernt auf derselben Pflanze, oder sie entstehen auf verschiedenen Exemplaren derselben Pflanzenart; die Sexualzellen derselben Pflanzenart können also ihrer Abstammung nach mehr oder minder nahe verwandt sein, sie können sich zu einander verhalten wie Geschwister, wie Geschwisterkinder oder wie deren Enkel und Urenkel u. s. w. — Es fragt sich nun, welchen Einfluss diese Verwandtschaft in der Abstammung der männlichen und weiblichen Zellen auf den Erfolg der Befruchtung geltend macht. Gegenwärtig lässt sich zwar in dieser Beziehung kein allgemeines Gesetz aussprechen, aber die weit überwiegende Mehrzahl der Erscheinungen deutet darauf hin, *dass die geschlechtliche Vereinigung zu nahe verwandter Sexualzellen für die Erhaltung der Pflanzen nachtheilig ist, und zwar im Allgemeinen um so mehr, je weiter die morphologische und sexuelle Differenzirung fortschreitet.* Nur bei wenigen niederen Pflanzen kommt es vor, dass die sich fruchtbar vereinigenden Sexualzellen Schwesterzellen sind; so z. B. bei Rhynchonema unter den Conjugaten; aber schon bei den meisten anderen Algen und Pilzen sind die Sexualzellen derselben Pflanze von entfernterer Verwandtschaft (Spirogyra, Oedogonien, Fucus platycarpus u. a.), und überall da, wo die Befruchtung durch activ oder passiv bewegliche Spermatozoiden vermittelt wird, ist wenigstens die Möglichkeit gegeben, dass sie mit Eizellen von entfernterer Abkunft zusammentreffen; schon bei den Vaucherien, wo das Antheridium die Schwesterzelle des Oogoniums ist, deutet die Krümmung der ersteren und die Richtung, in welcher die Spermatozoiden entleert werden, darauf hin, dass die

Befruchtung gewöhnlich nicht zwischen den neben einander stehenden, sondern zwischen entfernteren Organen oder selbst zwischen denen verschiedener Exemplare stattfindet. Das Streben, nur Sexualzellen von möglichst verschiedener Abstammung innerhalb derselben Art zur Befruchtung zuzulassen, macht sich durch sehr verschiedene Einrichtungen geltend, in einfachster Weise zunächst dadurch, dass auf jedem geschlechtlichen Exemplar der Pflanze nur männliche oder nur weibliche Organe erzeugt werden: zwischen den beiden zur Vereinigung kommenden Sexualzellen liegt also der ganze Entwickelungsprocess der beiden betreffenden Pflanzen, wenn sie von derselben Mutterpflanze, und eine noch längere Entwickelungsreihe, wenn die betreffenden Pflanzen selbst von verschiedenen Mutterpflanzen abstammen. Diese Vertheilung der Geschlechter, die wir allgemein als diöcische bezeichnen können, findet sich nun in allen Classen und Ordnungen des Pflanzenreichs verbreitet, und eben diese Verbreitung weist darauf hin, dass es eine für die Erhaltung der verschiedensten Arten nützliche Einrichtung ist: so finden wir den Diöcismus bei vielen Algen, z. B. den meisten Fucaceen, bei manchen Characeen (Nitella syncarpa u. a.), bei vielen Muscineen, am Prothallium mancher Farne (Osmunda regalis), der meisten Equiseten, ferner bei vielen Gymnospermen und Angiospermen.

Ist der Pflanzenkörper, welcher die Sexualorgane producirt, an sich schon gross oder doch reich gegliedert, so wird eine weit entfernte Verwandtschaft der beiderlei Sexualzellen schon dadurch erreicht, dass sich die männlichen auf anderen Zweigen als die weiblichen entwickeln; auch dieses Verhältniss, welches allgemein als Monöcismus bezeichnet werden kann, ist im Pflanzenreiche weit verbreitet [manche Algen, viele Muscineen, sehr viele Gymnospermen und Angiospermen [1])].

Aber auch das für den oben ausgesprochenen Satz scheinbar ungünstigste Verhältniss ist im Pflanzenreich häufig realisirt, indem die Geschlechtsorgane dicht beisammen entstehen, die Sexualzellen also von naher, wenn auch nicht immer nächster Abstammung sind; so producirt derselbe Zellenfaden der Oedogonien männliche oder weibliche Zellen, derselbe Vaucherienschlauch dicht neben einander Antheridien und Oogonien, dasselbe Receptaculum von Fucus platycarpus erzeugt Eizellen und Spermatozoiden, die Sporenknospe der meisten Characeen entsteht ganz dicht neben dem Antheridium auf demselben Blatt, die Archegonien und Antheridien mancher Moose (Bryumarten) sind in Zwitterblüthen zusammengestellt, die Prothallien vieler Farne produciren beiderlei Geschlechtsorgane nahe neben einander; bei den Angiospermenblüthen ist der Hermaphroditismus typisch und sehr allgemein. Allein in allen diesen Fällen, wo es scheinbar darauf abgesehen ist, die Vereinigung von Sexualzellen naher Verwandtschaft zu begünstigen, sind zugleich Einrichtungen vorhanden, welche es verhindern, dass die männlichen Zellen mit den neben ihnen erzeugten weiblichen zusammentreffen, oder es ist doch dafür gesorgt, dass dies nicht immer zu geschehen braucht; eine Thatsache, die zuerst von Kölreuter (1761) und Conrad Sprengel (1793) erkannt und von Darwin, Hildebrand und Anderen in neuerer Zeit erweitert wurde [2]. Gerade an

---

1) Auch die als Polygamie bezeichnete Geschlechtsvertheilung ist unter den Einrichtungen zu nennen, welche die beständige Selbstbefruchtung einer Blüthe oder eines Individuums verhindern.

2) Conrad Sprengel (Das neu entdeckte Geheimniss der Natur im Bau und in der Befruch-

den hermaphroditen Blüthen und den ihnen ähnlichen Geschlechtervertheilungen der Kryptogamen zeigt es sich sehr schlagend, dass das Zusammenwirken von Sexualzellen naher Verwandtschaft für den Bestand der meisten Pflanzen schädlich sein muss, da so verschiedene, oft ganz erstaunliche Mittel angewendet werden, um die Befruchtung innerhalb eines hermaphroditen Geschlechtsapparates zu vermeiden.

Eines der gewöhnlichsten und einfachsten Mittel ist die D i c h o g a m i e, d. h. die ungleichzeitige Entwickelung der beiden Geschlechtsorgane innerhalb eines und desselben hermaphroditen Geschlechtsapparates, so dass die dicht neben einander erzeugten (nahe verwandten) Sexualzellen zu verschiedener Zeit functionsfähig werden, also nicht zusammenwirken können, die männliche Zelle muss mit der weiblichen eines anderen hermaphroditen Geschlechtsapparates sich vereinigen. So ist es ganz gewöhnlich bei den hermaphroditen Blüthen der Angiospermen, aber auch bei den meisten Farnprothallien und bei den nicht diöcischen Characeen, wo die Sporenknospe zwar dicht neben dem Antheridium entsteht, aber später als dieses ihre sexuelle Reife erlangt (sehr auffallend z. B. bei Nitella flexilis). Bei den dichogamen Phanerogamenblüthen werden zur Uebertragung des Pollens auf die Narbe anderer Blüthen die Insecten verwendet, zu welchem Zweck ganz besondere Einrichtungen der Blüthentheile vorhanden sind, die wir später noch näher betrachten wollen; bei den dichogamen Nitellen und Farnprothallien genügt die Bewegung der Spermatozoiden, die bei dichtem Wuchs der Pflanzen leicht auf die Archegonien benachbarter Prothallien oder auf die Sporenknospen anderer Nitellenblätter, oder selbst anderer Pflanzen dieser Art gelangen. Ob bei den oben genannten Algen und manchen Muscineen Dichogamie vorhanden, ist fraglich, jedenfalls ist aber durch die Beweglichkeit der Spermatozoïden und die sonstigen hier obwaltenden Verhältnisse die Möglichkeit gegeben, dass jene auf die Eizellen anderer Pflanzen oder anderer Zweige derselben Pflanze treffen.

Bei den Angiospermen kommen aber neben der häufigen Dichogamie noch ganz andere Einrichtungen vor, welche ausschliesslich den Zweck verfolgen, mit Hülfe der Insecten den Pollen hermaphroditer Blüthen auf die Narbe anderer Blüthen, oft selbst der Blüthen anderer Pflanzen übertragen zu lassen. Bei den meisten Orchideen, Asclepiadeen, Viola u. a. entwickeln sich die Geschlechtsorgane jeder einzelnen Blüthe zwar gleichzeitig; aber es sind zur Zeit der Geschlechtsreife mechanische Einrichtungen vorhanden, welche es verhindern, dass der Pollen auf die Narbe derselben Blüthe kommt, er muss von Insecten auf andere Blüthen übertragen werden.

In anderen Fällen, wie bei Corydalis cava (von Hildebrand nachgewiesen), fällt der Pollen wirklich auf die Narbe derselben Blüthe, er ist aber hier ohne Wirkung, er wirkt nur dann befruchtend, wenn er auf die Narbe einer andern Blüthe, und nur dann vollkommen befruchtend, wenn er auf die Blüthen einer

tung der Blumen. Berlin 1793, p. 43) sprach zuerst den folgereichen Gedanken aus: »Da sehr viele Blumen getrennten Geschlechts und wahrscheinlich wenigstens eben so viele Zwitterblumen Dichogamisten sind, so scheint die Natur es nicht haben zu wollen, dass irgend eine Blume durch ihren eigenen Staub befruchtet werden solle«. — Darwin (On the various contrivances by which Orchids are fertilised, p. 359) sagt: »Nature tells us in the most emphatic manner, that she abhors p e r p e t u a l self-fertilisation« und ferner: »No hermaphrodite fertilises itself for perpetuity of generations«.

anderen Pflanze derselben Art übertragen wird; diese Pflanze ist also nur morphologisch hermaphrodit, physiologisch in Bezug auf Geschlechtsfunction aber diöcisch; ähnlich verhält sich nach John Scott Oncidium microchilum, insofern der Pollen auf die Narbe derselben Blüthe übertragen nicht befruchtend wirkt, während er ein anderes Individuum zu befruchten vermag und auch das weibliche Organ durch einen fremden Pollen befruchtet wird[1]. Pollen und Narbe derselben Blüthe sind also functionsfähig, aber nur für die Organe einer fremden Blüthe. Aehnliche Verhältnisse wurden von Gärtner an Lobelia fulgens und Verbascum nigrum, an Bignonien von Fritz Müller[2] beobachtet.

Nicht minder merkwürdig und auf die gegenseitige Befruchtung verschiedener Pflanzen derselben Art mit hermaphroditen Blüthen berechnet ist die Heterostylie; die Exemplare derselben Pflanzenart sind in diesem Falle bezüglich ihrer Geschlechtsorgane verschieden; das eine Exemplar bildet ausschliesslich Blüthen mit langem Griffel (hochstehender Narbe) und kurzen Filamenten (tiefstehenden Antheren), das andere Exemplar dagegen Blüthen mit tiefstehender Narbe und hochstehenden Antheren; man hat also in diesem Falle innerhalb derselben Pflanzenart Exemplare mit makrostylen und solche mit mikrostylen Blüthen; so z. B. bei Linum perenne, Primula sinensis und andern Primulaceen; es kommt aber auch, wie bei vielen Oxalisarten[3] und Lythrum Salicaria vor, dass dreierlei Längenverhältnisse der Geschlechtsorgane in den Blüthen dreier Exemplare derselben Art auftreten, ausser der Blüthenform mit makrostylen und der mit mikrostylen Blüthen findet sich noch eine mit mesostylen Blüthen. Für diese Fälle der Heterostylie haben nun Darwin und Hildebrand nachgewiesen, dass die Befruchtung nur dann möglich ist (Linum perenne) oder doch nur dann den besten Erfolg hat, wenn der Pollen der makrostylen Blüthe auf die mikrostyle Narbe einer anderen Pflanze und der Pollen der mikrostylen Blüthe auf die makrostyle Narbe einer anderen Pflanze übertragen wird; wo dreierlei Griffellängen vorhanden sind, da schlägt die Befruchtung nach derselben erweiterten Regel am besten an, wenn der Pollen auf diejenige Narbe übertragen wird, die in einer andern Blüthe auf derselben Höhe steht, wie die Anthere, aus welcher der Pollen stammt.

Während bei den zahlreichen Diclinen, Dichogamen und den später genannten Phanerogamen die Insecten den Pollen von einer Blüthe in die andere tragen, kommt es verhältnissmässig nur selten vor, dass die Bestäubung auch ohne Insectenhülfe von einer Blüthe auf andere hin stattfindet: so z. B. bei manchen Urticeen wie Pilea und Moreen wie Broussonetia, wo die aus der Knospenlage plötzlich hervorschnellenden Antheren ihren leichten Pollen als zartes Staubwölkchen in die Luft streuen, die es den weiblichen Organen anderer Blüthen zuweht; noch einfacher ist es bei dem Roggen; die Blüthen der Roggenähre öffnen sich einzeln, meist morgens; die sich rasch verlängernden Filamente stossen die reifen Antheren aus den Spelzen hervor; die Antheren hängen dann an den langen Filamenten abwärts, öffnen sich sofort und lassen den schweren Pollen hinunterfallen, er

---

1) Nach Fritz Müller (Bot. Zeitg. 1868, p. 114) wirken Pollenmassen und Narbe desselben Stockes bei verschiedenen Oncidiumarten geradezu giftig tödtend auf einander.

2) Fritz Müller: bot. Zeitg. 1868, p. 629.

3) Hildebrand: bot. Zeitg. 1871, No. 25, 26.

fällt auf die Narben tiefer stehender Blüthen derselben Aehre oder benachbarter Aehren, wobei die Schwankungen der Halme unter dem Winde mitwirken.

Bei dem schon unter den Kryptogamen, noch mehr unter den Phanerogamen so deutlich ausgesprochenen Streben, die Befruchtung innerhalb desselben bisexuellen Geschlechtsapparates (Selbstbefruchtung) zu vermeiden, ist es eine sehr auffallende Thatsache, dass unter den Angiospermen mehrere Pflanzen vorkommen, welche zweierlei hermaphrodite Blüthen bilden, nämlich grosse, die gewöhnlich der Befruchtung durch den Pollen anderer Blüthen zugänglich sind, und kleine mehr oder minder verkümmerte, zuweilen unterirdische Blüthen, die sich niemals öffnen, deren Pollen aus den Antheren unmittelbar seine Schläuche nach der Narbe hinsendet und die Samenknospen befruchtet; es kommen hier also an demselben Exemplar einer Pflanzenart Blüthen vor, von denen die einen der Fremdbestäubung, die andern ausschliesslich der Selbstbestäubung zugänglich[1] sind; so z. B. bei Oxalis acetosella, wo die kleinen am Boden verborgenen Blüthen auftreten, wenn die grossen Blüthen ihre Früchte schon reifen, ferner bei Impatiens nolitangere, Lamium amplexicaule, Specularia perfoliata und vielen Violaarten (V. odorata, elatior, canina, mirabilis u. a.), Ruellia clandestina, bei manchen Papilionaceen (Amphicarpaea, Voandzeia), Commelina bengalensis u. a. Wo in diesen Fällen die grossen, typisch ausgebildeten Blüthen fruchtbar sind, da können und müssen wenigstens gelegentlich im Laufe der Generation Kreuzungen mit anderen Blüthen derselben Art eintreten, und dann erscheinen die kleinen, verkümmerten, sich selbst befruchtenden Blüthen mehr als eine nebenhergehende Einrichtung, deren Zweck und Bedeutung allerdings unbekannt ist; merkwürdig und der allgemeinen Regel anscheinend widersprechender ist es aber, dass die grossen typischen Blüthen zuweilen eine Neigung zur Unfruchtbarkeit haben (Violaarten), oder ganz unfruchtbar sind (Voandzeia), so dass die Fortpflanzung in solchen Fällen auf den sich selbst befruchtenden abnormen Blüthen vorwiegend oder allein beruht. Da indessen noch manche Fragen, die hier zu lösen wären, ihrer Beantwortung entgegensehen, so können diese immerhin selteneren Vorkommnisse die allgemeine Regel nicht umstossen.

In anderen Fällen, wie bei den meisten Fumariaceen, Canna indica, Salvia hirta, Linum usitatissimum, Draba verna, Brassica Rapa, Oxalis micrantha und sensitiva kommt (nach Hildebrand) vermöge der Lage der Geschlechtstheile der Pollen unmittelbar auf die Narbe derselben Blüthe und wirkt auch befruchtend; aber in solchen Fällen ist, da die Blüthen von Insecten besucht werden, wenigstens eine gelegentliche Kreuzung mit anderen Blüthen nicht vermieden. Selbst unter den Orchideen, wo sonst die wunderbarsten Vorrichtungen zur Vermeidung der Selbstbestäubung vorkommen, findet sich bei Cephalanthera grandiflora nach Darwin der Fall, dass die Pollenkörner ihre Schläuche von der Anthere aus in die Narbe hineinsenden; nach Darwin's Versuchen ist aber der Ertrag an guten Samen geringer, wenn die Pflanzen allein dieser Selbstbestäubung überlassen sind, als wenn man sie mit Hülfe der Insecten der Kreuzung, der Bestäubung mit fremden Pollen aussetzt.

Ein klares Verständniss der oben kurz angedeuteten Verhältnisse der Dichogamie, Heterostylie und sonstigen Einrichtungen zur Fremdbestäubung der Blüthen ist nur durch ein

1) H. v. Mohl: »Einige Beobachtungen über dimorphe Blüthen« in Bot. Zeitung 1863. No. 42, 43.

sorgfältiges Studium zahlreicher, einzelner Fälle zu gewinnen: man vergleiche darüber: Chr. Conrad Sprengel: »Das neuentdeckte Geheimniss der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen« mit 25 Kupfertafeln (Berlin 1793). — Darwin: »Ueber die Einrichtungen zur Befruchtung britischer und ausländischer Orchideen durch Insecten und über die günstigen Erfolge der Wechselbefruchtung« (übers. von Bronn, Stuttgart 1862). — Fr. Hildebrand: »Die Geschlechtervertheilung bei den Pflanzen und das Gesetz der vermiedenen und unvortheilhaften stetigen Selbstbefruchtung« (Leipzig 1867). — Strassburger in Jenaische Zeitschrift Bd. VI. 1870 und Jahrbücher f. wiss. Bot. Bd. VII, wo die Bestäubung der Gymnospermen, Marchantien und Farne besprochen wird. — Die ausführlichste Bearbeitung der hier einschlägigen Thatsachen ist Hermann Müller's: »Befruchtung der Blumen durch Insecten und die gegenseitigen Anpassungen beider« (Leipzig 1873). — Man vergl. ferner Hildebrand über Gramineen in den Monatsber. der Berliner Akad. 1872 und über die Geschlechtsverhältnisse bei den Compositen in der Leopoldina 1869.

Mehr als bei irgend einer anderen Gelegenheit tritt es bei der Befruchtung der Blüthen hervor, wie genau die Ausbildung der Organe ganz bestimmten Lebensverhältnissen der Pflanze, der Erfüllung ganz bestimmter Zwecke angepasst (adaptirt) ist. Jede Pflanze hat ihre ganz besonderen Einrichtungen zum Zweck der Uebertragung des Pollens auf die Narbe einer anderen Blüthe; viel Allgemeines lässt sich daher nicht sagen; nur Folgendes sei bemerkt.

Zuerst ist zu beachten, dass die Insecten[1]) unwillkürlich und unbewusst die Uebertragung des Pollens bewirken, indem sie den Nectar der Blüthen aufsuchen, der ausschliesslich zu diesem Zwecke gebildet wird; Blüthen, welche von Insecten nicht besucht werden, und die Kryptogamen, die ihrer nicht bedürfen, sondern auch keinen Nectar ab. — Die Lage der meist tief unten im Grunde der Blüthen versteckten Nectarien, sowie die Grösse, Form, Stellung und oft auch die Bewegung der Blüthentheile während der Zeit der Bestäubung sind immer darauf berechnet, dass das Insect, oft ein solches von bestimmter Art, bestimmte Stellungen einnehmen, bestimmte Bewegungen bei dem Aufsuchen des Nectars machen muss, damit an seinen Haaren, seinen Füssen oder am Rüssel die Pollenmassen hängen bleiben, die es dann bei ähnlichen Stellungen in einer anderen Blüthe an den Narben abzustreifen hat. Bei den Dichogamen kommen hierbei noch die Bewegungen der Staubblätter und der Griffel oder Narbenschenkel zu Hilfe; sie finden häufig in der Art statt, dass zu einer gewissen Zeit die geöffneten Antheren dieselbe Stellung in der Blüthe einnehmen, welche die empfängnissfähigen Narben zu einer anderen Zeit haben, so dass das Insect mit demselben Körpertheil, bei gleicher Bewegung in der einen Blüthe die geöffneten Antheren, in der anderen Blüthe die offenen Narben trifft. Dasselbe Princip wird auch bei den heterostylen Blüthen verwerthet, insofern bei diesen die Bestäubung dann den günstigen Erfolg hat, wenn Antheren und Narben, die in den verschiedenen Blüthen gleiche (dauernde) Stellung haben, mit Hilfe der Insecten zusammenwirken. — Ausserdem kommen aber noch die mannigfaltigsten, oft geradezu erstaunlichen Einrichtungen zum Zweck der Pollenübertragung durch Insecten vor. Einige Beispiele mögen nun zu bestimmteren Vorstellungen führen.

1) Die Dichogamen[2]) sind entweder protandrische oder protogynische; bei jenen entwickeln sich die Staubblätter zuerst, ihre Antheren öffnen sich zu einer Zeit, wo die Narben noch unentwickelt, noch nicht empfängnissfähig sind; die Narbenflächen öffnen sich erst später, meist erst dann, wenn der Pollen aus den Antheren derselben Blüthe von Insecten fortgetragen ist, sie können alsdann nur noch vom Pollen jüngerer Blüthen bestäubt werden.

---

1) Jos. Gottl. Kölreuter erkannte zuerst die Nothwendigkeit der Insectenhilfe und beschrieb besondere Einrichtungen zur Bestäubung in seinen vorläufigen Nachrichten, das Geschlecht der Pflanzen betreffend, 1761.

1) Federigo Delpino: ulteriori osservazioni sulla dicogamia nel regno veget. (Atti della societe ital. di sc. nat. Vol. XIII. 1869 und bot. Zeitg. 1871. No. 26 ff. — Delpino in botan. Zeitg. 1869, p. 792.

So verhalten sich die Geranien und Pelargonien, Epilobien, Malven, die Umbelliferen, Compositen, Campanulaceen, Lobeliaceen, Digitalis u. a. Die Beobachtung der genannten Verhältnisse, zumal auch die der vorhin erwähnten Bewegungen der Staubblätter und Narben sind hier, z. B. bei Geranium, Althaea, so leicht zu machen, dass eine ins Einzelne gehende Beschreibung kaum nöthig erscheint. — Bei den protogynischen Dichogamen wird die Narbe empfängnissfähig zu einer Zeit, wo die Antheren derselben Blüthe noch nicht reif sind; wenn diese später sich öffnen und den Pollen entlassen, ist die Narbe schon von fremdem Pollen bestäubt oder selbst schon verwelkt und abgefallen z. B. Parietaria diffusa; der Pollen dieser Blüthe kann also nur noch für jüngere Blüthen verwendet werden; so bei Scrophularia nodosa, Mandragora vernalis, Scopolia atropoides, Plantago media, Luzula

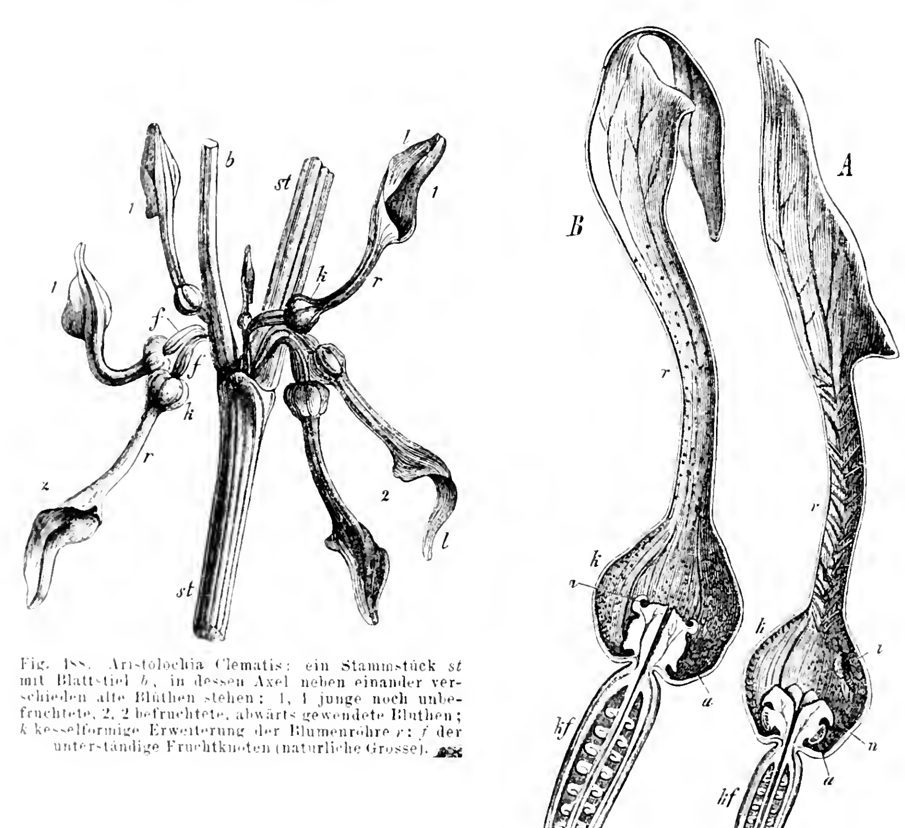



Fig. 488. Aristolochia Clematis: ein Stammstück *st* mit Blattstiel *b*, in dessen Axel neben einander verschieden alte Blüthen stehen; 1, 1 junge noch unbefruchtete, 2, 2 befruchtete, abwärts gewendete Blüthen; *k* kesselförmige Erweiterung der Blumenröhre *r*; *f* der unterständige Fruchtknoten (natürliche Grösse).

Fig. 489. Aristolochia Clematis, Blätter *A* vor und *B* nach der Bestäubung im Längsschnitt, vergrössert (siehe den Text).

pilosa, Anthoxanthum odoratum u. a. (nach Hildebrand). Unter den protogynischen Dichogamen ist Aristolochia Clematitis durch besonders auffallende und eigenthümliche Einrichtungen ausgezeichnet.

Fig. 489 *A* zeigt eine jüngere Blüthe im Längsschnitt; die Narbenfläche *n* ist so eben im befruchtungsfähigen Zustand, die Antheren aber noch geschlossen; eine kleine Fliege *i*, die auf ihrem Rücken einen Haufen Pollen aus einer älteren Blüthe mitgebracht hat, ist so eben durch den engen Schlund der Blüthe eingedrungen und treibt sich in der kesselförmigen Erweiterung *k* derselben umher; nicht selten findet man 6—10 solcher Fliegen in einer Blüthe; sie sind abgesperrt und können nicht wieder fort, denn der Schlund der Blüthe *r*

ist mit langen, wie in einem Charnier beweglichen Haaren besetzt, welche zwar dem Hereinschlüpfen der Fliegen kein Hinderniss bereiten, ihnen aber wie eine Reuse den Ausgang wehren. Während sich nun die Thiere im Kessel umherbewegen, kommt ihr mit Pollen beladener Rucken mit der Narbenfläche in Berührung, diese wird bestäubt, in Folge dessen krümmen sich die Narbenlappen aufwärts, wie in Fig. 489 *B*, *n*. Sobald dies stattgefunden, hat, öffnen sich nun auch die bisher geschlossenen Antheren, die zugleich durch die Veränderung der Narben freigelegt und durch die Collabescenz der Haare an dem Grunde des nun auch erweiterten Blumenkessels frei zugänglich werden; die Fliegen, welche ihren mitgebrachten Pollen auf der Narbenfläche abgesetzt haben, können nun also zu den geöffneten Antheren hinunterkriechen, wo sich ihnen der Pollen derselben anhängt: um diese Zeit ist aber auch die Schlundröhre *r* der Blüthe nach aussen gangbar geworden: in Folge der Bestäubung der Narbe sind die Reusenhaare in derselben abgestorben und vertrocknet, das mit dem Pollen dieser Blüthe beladene Insect kann nun endlich hinaus, es dringt, trotz der gemachten Erfahrung, wieder in eine jüngere Blüthe ein, um dort den mitgebrachten Pollen an die noch empfängnissfähige Narbe abzugeben. Während der geschilderten Veränderungen im Innern der Blüthe ändert sich aber auch ihre Stellung: so lange in der jüngeren Blüthe die Narbe noch empfängnissfähig ist, ist der Bluthenstiel aufgerichtet, das Perigon auswärts geöffnet (Fig. 488, 1, 4), die ankommenden Fliegen finden ein gastlich geöffnetes Thor; sobald sie aber die Bestäubung der Narbe bewirkt haben, krümmt sich der Blüthenstiel an der Basis des Fruchtknotens scharf abwärts, und wenn die wieder mit Pollen beladenen Fliegen aus der Blüthe entflohen sind, so schlägt sich der fahnenförmige Lappen der Corolle über die Mündung des Schlundes (Fig. 489 *B*), den Fliegen, die nun hier Nichts mehr zu thun haben, den Eingang wehrend.

2) B l ü t h e n  m i t  g l e i c h z e i t i g  g e ö f f n e t e n  N a r b e n  u n d  A n t h e r e n, b e i  d e n e n  d i e  S e l b s t b e s t ä u b u n g  a b e r  d u r c h  d i e  S t e l l u n g  d e r  O r g a n e  u n d  d u r c h  m e c h a n i s c h e  H i n d e r n i s s e  u n m ö g l i c h  g e m a c h t  o d e r  e r s c h w e r t  i s t. Die Uebertragung des Pollens auf die Narbe ist auch hier gewöhnlich den Insecten anvertraut, meist in der Art, dass eine Narbe nur durch Pollen einer anderen Blüthe bestäubt werden kann, zuweilen (wie bei den Asclepiadeen) ist indessen die Bestäubung durch den Pollen derselben Blüthe neben der Fremdbestäubung nicht ganz ausgeschlossen. Die Einrichtungen sind hier ausserordentlich mannigfaltig und zuweilen so verwickelt, dass ihre Bedeutung nur durch eingehende Untersuchungen erkannt wird. Es gehören in diese Abtheilung z. B. die Irisarten, Crocus, Pedicularis, viele Labiaten, ferner Melastomaceen, Passifloren, Papilionaceen; zu den interessantesten gehören die Asclepiadeen, bei denen sich diese Verhältnisse aber nur durch zahlreiche Abbildungen und weitläufige Beschreibungen erklären lassen, weshalb ich auf Robert Brown (observations on the organs and mode of fecundation in Orchideae and Asclepiadeae in Transactions of the Linnean society, London 1833) und auf Hildebrand in Botanische Zeitung 1867, No. 34 verweise. — Ungemein zierlich und leicht verständlich ist die mechanische Vorrichtung zur Vermeidung der Selbstbefruchtung und zur Sicherung der Kreuzung zwischen verschiedenen Blüthen derselben Art bei unserer Salvia pratensis und manchen anderen Species dieser Gattung[1]). Fig. 490 *A* zeigt eine Blüthe der genannten Art von der Seite gesehen, bei *n* die empfängnissfähige zweilippige Narbe und im Innern der Oberlippe der Corolle durch eine punctirte Linie

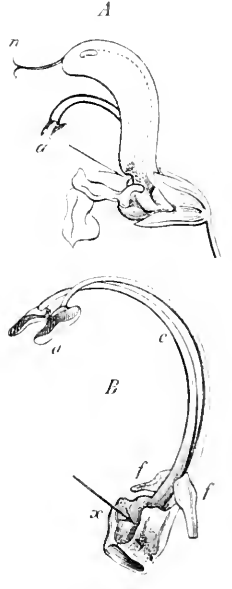


Fig. 490.

1) Ausführliches bei Hildebrand: Jahrb. für wiss. Bot. IV. 1865, p. 1.

angedeutet, die Lage eines der beiden Staubfäden. Sticht man mit einer Nadel in der Richtung des Pfeils in den Blüthenschlund, so springen beide Staubfäden hervor, wie bei *a*; thut dasselbe eine Hummel mit ihrem Rüssel, um dort Honigsaft zu saugen, so treffen die geöffneten Antheren auf ihren Rücken und streifen dort ihren Pollen an einer bestimmten Stelle ab, kommt das Insect in derselben Stellung nun an eine andere Blüthe, so streift es mit dem pollentragenden Rücken an der Narbe desselben hin und bestäubt diese. Die Ursache des Hervorschnellens der Staubbeutel wird durch Fig. 490 *B* hinreichend klar; sie zeigt die kurzen eigentlichen Filamente *f f*, welche mit ihren Basen den Seiten des Blumenschlundes angewachsen sind, während sie andererseits die langen Connective *c x* tragen, welche sich an ihrer Anheftung hin- und herschaukeln lassen; nur der obere lange dünne Arm jedes Connectivs *c* trägt eine Antherenhälfte *a*, der untere kurze Arm bei *x* ist ohne Anthere und mit dem des anderen Staubfadens so verbunden, dass beide zusammen eine Art Lehnstuhl bilden; trifft nun der Honig suchende Rüssel in Richtung des Pfeils in diesen Apparat, so wird der Schenkel hintergedrückt, und die oberen Arme der Connective *c* bewegen sich nach vorn. — Auf ganz anderen mechanischen Einrichtungen beruht die Unmöglichkeit der Selbstbestäubung bei Viola tricolor. Fig. 491 *A* und *B* zeigt hier die Lage und Anordnung der Blüthentheile. Durch die Antheren und den Fruchtknoten, den sie umgeben, wird der von den Blumenblättern umschlossene Blüthengrund vollkommen ausgefüllt, mit Ausschluss des sackförmigen Anhangs (Sporns) des unteren Blumenblattes, in welchem sich der von den Anhängseln der beiden unteren Staubblätter ausgeschiedene Nectar sammelt. Der Eingang zu diesem also hinter den Geschlechtstheilen liegenden Nectarium ist nur durch eine tiefe, mit Haaren besetzte Rinne des unteren Blumenblattes möglich; die seitlichen und oberen Blumenblätter neigen sich vor dem von den Antheren umgebenen Fruchtknoten über der Rinne so zusammen, dass der Eingang von dem Narbenkopf *n* (in *B*) ganz ausgefüllt wird; derselbe sitzt auf einem biegsamen Griffel *gr* (in *C*), ist hohl und öffnet sich durch ein Loch, welches der haarigen Rinne des unteren Blumenblattes zugekehrt ist; der hintere untere Rand dieser Oeffnung ist mit einem lippenförmigen Anhängsel versehen. Die Antheren öffnen sich von selbst, und der Pollen sammelt sich unter und hinter dem Narbenkopf als gelber Staub zwischen den Haaren der genannten Rinne. Ein Insect, welches bereits von einer anderen Blüthe Pollen an seinem Saugrüssel mitbringt, schiebt letzteren, um zum Nectar zu gelangen, unter dem Narbenkopf durch die Rinne in das Nectarium hinter; dabei wird der am Rüssel hängende fremde Pollen an der Lippe des Narbenkopfes abgestreift, er bleibt zugleich an dem klebrigen Narbensaft, der die Höhlung des Narbenkopfes erfüllt, hängen und treibt später seine Schläuche durch den Griffelcanal hinab. Während

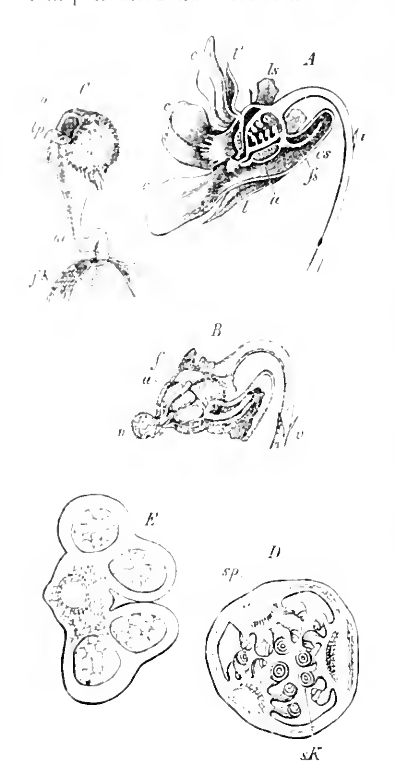



Fig. 491. Viola tricolor. *A* Längsschnitt der Blüthe in natürl. Gr.; *B* der schon befruchtete und geschwollene Fruchtknoten sammt den Antheren freigelegt; die Filamente sind abgerissen und die Antheren durch den wachsenden Fruchtknoten vorgezogen. *C* der Narbenkopf mit seiner Oeffnung *o* und Lippe *lp*. auf dem Griffel *gr* (vergrössert). — Es bedeutet *l* Kelchblatt, *ls* Anhängsel am Grunde der Kelchblätter, *c* die Blumenblätter, *cs* hohler Sporn des unteren Blumenblattes, als Nectarbehälter; *fs* die Anhängsel der beiden unteren Staubblätter, in den Sporn hinterragend, sie sondern nach Hildebrand den Nectar ab; *a* die Antheren, *n* der Narbenkopf; *v* Vorblätter des Blüthenstiels. — *D* Querdurchschnitt des Fruchtknotens mit den drei Placenten *sp* und den Samenknospen *sk*; *E* Querschnitt einer unreifen Anthere.

nun das Insect den Nectar im Sporn hinten aussagt, bleibt der in der Rinne hinter dem Narbenkopf liegende Pollen dieser Blüthe an dem Russel hängen; wird dieser dann hervorgezogen, so kommt dieser anhängende Pollen mit dem Narbensaft nicht in Berührung, indem die Lippe durch die Bewegung des Rüssels vorgezogen wird, und die Oeffnung des Narbenkopfes von hinten und unten deckt. Der aus dieser Blüthe mitgenommene Pollen wird nun in der bereits angegebenen Weise in einer anderen Blüthe beim Einschieben des Russels in die Oeffnung des Narbenkopfes abgestreift. Würde das Insect seinen Rüssel wiederholt in das Nectarium derselben Blüthe einschieben, so müsste auch der Pollen derselben in ihre eigene Narbenöffnung kommen; aber die Insecten, wie Hildebrand bemerkt, thun dies (wie auch sonst) gewöhnlich nicht, sondern fahren nur einmal hinein, saugen den Nectar auf und besuchen dann eine andere Blüthe.

Mit einer spitzen, dünnen Nadel, die man unter dem Narbenkopf in die Rinne hinterschiebt und wieder vorzieht, kann man die Manipulationen der Insecten nachahmen und die Narbenhöhle mit Pollen (der Blüthe eigenem oder fremdem auffüllen. — Die ebenso mannigfaltigen als complicirten und sinnreichen Einrichtungen zur Fremdbestäubung bei den meisten Orchideen sind von Darwin in dem oben genannten Buche ausführlich beschrieben [1]; einer der einfacheren und in seinen Hauptzügen gewöhnlicheren Fälle mag hier an Epipactis latifolia kurz erläutert werden. Zur Zeit der Geschlechtsreife steht die Blüthe vermöge einer Drehung des Blüthenstiels so, dass das eigentlich hintere der sechs Perigonblätter nach vorn und unten hängt; es ist an seinem Basalstück kesselförmig vertieft und so zu einem Behälter für den selbst erzeugten Nectar umgebildet, Fig. 492 (*B*, *D* bei *l*). Der Geschlechtsapparat, getragen von dem Gynostemium *S* (in *C*), ragt schief über dieses Nectarium hin; die Narbe bildet eine mehrlappige, in der Mitte vertiefte und klebrige Scheibe, deren Fläche schief über den Nectariumskessel des Labellums hingeneigt ist. Rechts und links, oben, neben und hinter der Narbe stehen die beiden verkümmerten, drüsigen Staubblätter *x x*; über der Narbe, sie wie ein Dach überragend, liegt die einzige fruchtbare Anthere von bedeutender Grosse, die selbst wieder von ihrem polsterartigen Connectiv (*cn*) überdacht ist. Die Seitenwände der beiden Antherenhälften springen rechts und links der Länge nach auf, so dass die Pollenmassen theilweise frei gelegt werden; die Pollenkörner hängen mittels eines klebrigen Stoffes unter einander zusammen. Mitten vor der Anthere und über der Narbenfläche findet sich das sogenannte Rostellum *h*, ein eigenthümlich metamorphosirter Theil des Narbenkörpers (vergl. *A*); das Gewebe des Rostellums ist in eine klebrige Substanz verwandelt, die nur von einem dünnen Oberhäutchen überzogen ist. — Die Blüthe von Epipactis, sich selbst überlassen, wird nicht befruchtet, die Pollenmassen fallen nicht von selbst aus der Anthere, und würden in diesem Falle auch gar nicht an die Narbenfläche kommen; sie müssen von

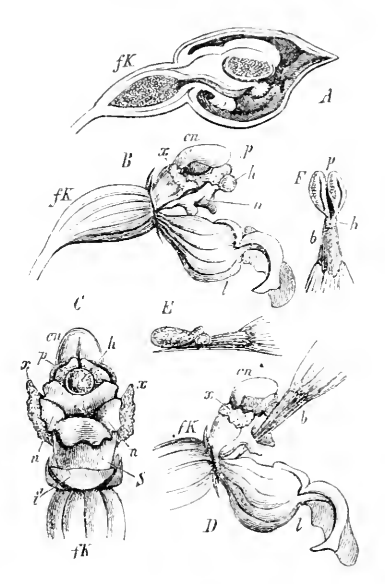



Fig. 492. Epipactis latifolia: *A* Längsschnitt einer Blüthenknospe, *B* ganz offene, frische Blüthe nach Wegnahme der Perigontheile mit Ausnahme des Labellums *l*; *C* der Geschlechtsapparat nach Wegnahme aller Perigontheile von unten nach vorn gesehen; *D* wie *B*; eine Bleistiftsspitze nach Art eines Insectenrüssels eingeführt; *E* und *F* mit daran hängen gebliebenen Pollinarien. — *fK* Fruchtknoten, *l* Labellum, dessen kesselförmige Vertiefung als Nectarium fungirt, *n* die breite Narbe; *cn* das Connectiv der einen fertilen Anthere; *p* Pollinarien, *h* der Halter, Haftscheibe; *x x* die beiden abortirten seitlichen, drüsig ausgebildeten Staubblätter; *i'* Insertion des abgeschnittenen Labellums; *s* die Giffelsäule (in *C*).

1) Man vergl. auch Wolff: Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Orchideenblüthe, Jahrb. f. wiss. Bot. IV, 1865.

Insecten weggeholt und auf die Narbe anderer Blüthen übertragen werden. Wie dies stattfindet, kann man mit Hülfe einer Bleistiftspitze sich klar machen: führt man eine solche nach dem Grunde des Labellums unter der Narbenfläche hinzielend in die Blüthe ein, drückt man sie dann ein wenig an das Rostellum an und zieht sie in dieser Lage wieder langsam zurück (*D*), so bleibt die klebrige Masse des Rostellums, die Haftscheibe, an dem Bleistift kleben, während ihr die Pollenmassen anhaften; diese werden nun bei dem Zurückziehen des Bleistifts aus den beiden Antherenhälften vollkommen herausgezogen, wie *E* und *F* zeigt. Schiebt man nun die Bleistiftspitze sammt den Pollinien wieder in eine andere Blüthe nach dem Grunde des Labellums zielend hinein, so kommen die Pollinien mit dem klebrigen Theile der Narbenfläche nothwendig in Berührung und haften dort fest; zieht man wieder zurück, so bleiben sie, ganz oder theilweise, vom Stift abreissend dort sitzen. Vermöge der Form und Stellung der Blüthentheile wird also ein Insect, welches sich auf dem vorderen Theil des Labellums niederlässt, in den Grund des Nectariums hinabkriechen können, ohne das Rostellum zu streifen, nach Aufsaugung des Nectars herauskriechend, stösst es an dieses an und nimmt die Pollinien mit; kriecht es in eine zweite Blüthe, so kommen diese an die klebrige Narbenfläche und bleiben dort sitzen. Bei anderen Orchideen sind die Verhältnisse weit entwickelter.

3) In Blüthen, welche durch Insecten bestäubt werden, muss der reife Pollen in den bereits geöffneten Antheren oft längere Zeit liegen bleiben, bevor er abgeholt wird; während dieser Zeit darf er weder vom Winde verweht, noch von Regen oder Thau befeuchtet werden. Zahlreiche und sehr verschiedene Einrichtungen sind daher zum Schutz des Pollens vorhanden, über welche man Genaueres bei Kerner: die Schutzmittel des Pollens (Innsbruck 1873) erfährt.

§ 34. Hybridation (Bastardbefruchtung[1]). In den beiden vorigen Paragraphen wurde nur von der Vereinigung der Sexualzellen derselben Pflanze oder zweier systematisch gleichnamiger Pflanzen gesprochen. Die Erfahrung zeigt aber, dass auch systematisch verschiedene Pflanzen sich mit Erfolg sexuell verbinden können: eine solche Verbindung nennt man Hybridation oder Bastardirung, das Product derselben den Bastard; je nachdem sich verschiedene Varietäten einer Species, verschiedene Species einer Gattung, zwei Species verschiedener Gattungen sexuell verbunden haben, kann das daraus hervorgehende hybride Product als Varietätenbastard, Speciesbastard und Gattungsbastard bezeichnet werden.

Von Kryptogamen sind nur wenige Bastarde mit Sicherheit bekannt; Thuret (Ann. des sc. nat. 1855) erhielt hybride Keimpflanzen, als er die Eier von Fucus vesiculosus mit den Spermatozoiden von Fucus serratus vermischte. In einigen anderen Kryptogamenabtheilungen hat man Formen gefunden, aus deren Eigenschaften man auf ihren hybriden Ursprung schliesst: so führt A. Braun (Verjüngung, p. 329) Bastarde an von den Laubmoosen: Physcomitrium pyriforme mit Funaria hygrometrica und Physcomitrium fasciculare mit Funaria hygrometrica, ferner Farnkrautbastarde von Gymnogramme chrysophylla und Gymnogramme calomelaena, Gymnogramme chrysophylla mit Gymnogramme distans, von Aspidium filix mas mit Aspidium spinulosum.

1) J. G. Kölreuter: Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betr. Vers. und Beob. Leipzig 1761. Fortsetzungen dazu 1763, 1764, 1766. — William Herbert: Amaryllidaceae preceded by etc. and followed by a treatise of crossbred vegetables (London 1837, 8). — Gärtner: Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreiche (Stuttgart 1869). — Wichura: Die Bastardbefruchtung im Pflanzenreich, erläutert an den Bastarden der Weiden (mit zwei Tafeln in Naturselbstdruck; Breslau 1865).

Für wissenschaftliche Betrachtungen über die Hybridation, die zugleich das Wesen der Sexualität überhaupt deutlicher erkennen lässt, sind indessen vorzugsweise die durch künstliche Uebertragung des Pollens gewonnenen Bastarde der Phanerogamen werthvoll. Nägeli[1]) hat die Resultate von vielen Tausenden von Bastardirungen zusammengestellt, welche von Kölreuter schon im vorigen Jahrhundert, später von Knight, Gärtner, Herbert, Wichura und anderen Beobachtern ausgeführt worden sind; dieser kritisch gesichteten Zusammenstellung Nägeli's entnehme ich vorzugsweise die hier folgenden Angaben.

1) Nur solche Pflanzenformen, die systematisch nahe verwandt sind, können mit einander Bastarde bilden; am leichtesten und vollständigsten schlägt die Bastardbefruchtung gewöhnlich an zwischen verschiedenen Varietäten derselben Species: schwieriger, wenn auch in sehr vielen Fällen möglich, ist die Erzeugung von Bastarden zwischen zwei verschiedenen Species derselben Gattung; nur wenige Fälle sind von Bastarden solcher Species bekannt, welche in verschiedene Gattungen gestellt werden, und es ist wahrscheinlich, dass solche Species, deren eine die andere mit Erfolg befruchtet, in dieselbe Gattung zusammenzustellen sind. — Die Fähigkeit der Species, Bastarde zu bilden, ist übrigens bei verschiedenen Ordnungen, Familien und Gattungen der Angiospermen in sehr verschiedenem Grade vorhanden; der Bastardirung günstig sind im Allgemeinen die Liliaceen, Irideen, Nyctagineen, Lobeliaceen, Solanaceen, Scrophularineen, Gesneriaceen, Primulaceen, Ericaceen, Ranunculaceen, Passifloreen, Cacteen, Caryophylleen, Malvaceen, Geraniaceen, Oenothereen, Rosaceen, Salices. Die hybride Befruchtung der Arten gelang gar nicht oder nur ausnahmsweise bei den Gramineen, Urticaceen, Labiaten, Convolvulaceen, Polemoniaceen, Ribesiaceen, Papaveraceen, Cruciferen, Hypericineen, Papilionaceen. — Auch die Gattungen derselben Ordnung oder Familie verhalten sich verschieden. Unter den Caryophylleen lassen sich die Arten von Dianthus leicht, diejenigen von Silene schwer bastardiren; unter den Solanaceen sind die Arten von Nicotiana und von Datura zu hybrider Befruchtung geneigt, nicht aber diejenigen von Solanum, Physalis, Nycandra; unter den Scrophularineen die Arten von Verbascum, Digitalis, nicht aber Pentastemon, Linaria, Antirrhinum, unter den Rosaceen die Arten von Geum, nicht aber Potentilla.

Hybridation zwischen verschiedenen Gattungen wurde beobachtet zwischen Lychnis und Silene, Rhododendron und Azalea, Rhododendron und Rhodora, Azalea und Rhodora, Rhododendron und Kalmia, Rhododendron und Menziesia, Aegilops und Triticum, Echinocactus, Cereus und Phyllocactus, wozu noch einige wildwachsende, wahrscheinlich als Gattungsbastarde zu deutende Formen kommen.

2) Ausser der nahen systematischen Verwandtschaft entscheidet über die Möglichkeit der Bildung von Bastarden noch ein bestimmtes Verhältniss der betreffenden Pflanzen zu einander, welches sich nur durch den Erfolg der Bastardbefruchtung ausspricht und mit Nägeli als sexuelle Affinität bezeichnet werden kann. Die sexuelle Affinität geht mit der äusseren Aehnlichkeit der Pflanzen nicht immer parallel; so ist es z. B. noch nicht gelungen, Bastarde von Apfel- und Birnbaum, von Anagallis arvensis und caerulea, von Primula officinalis und

1) Nägeli: Sitzungsber. der k. bayer. Akad. der Wiss. in München 1865, 15. Decbr. und 1866, 13. Jan. — Vergl. auch Kerner: Können aus Bastarden Arten werden? in österr. bot. Zeitschr. Wien XXI, No. 2.

elatior, von Nigella damascena und sativa und anderen systematisch sehr ähnlichen Species derselben Gattung zu erzielen, während in anderen Fällen sehr unähnliche Formen sich vereinigen, so z. B. Aegilops ovata mit Triticum vulgare, Lychnis diurna mit Lychnis flos cuculi, Cereus speciosissimus und Phyllocactus Phyllanthus, Pfirsich und Mandel. In noch auffallenderer Weise wird die Verschiedenheit der sexuellen Affinität und systematischen Verwandtschaft dadurch bewiesen, dass zuweilen die Varietäten derselben Species unter sich ganz oder theilweise unfruchtbar sind, z. B. Silene inflata var. alpina mit var. angustifolia; var. latifolia mit var. litoralis u. a.

3) Wenn eine sexuelle Vereinigung zweier Species *A* und *B* möglich ist, so kann gewöhnlich *A* mit dem Pollen von *B* und ebenso *B* mit dem Pollen von *A* Bastarde liefern (reciproke Hybridation); es giebt aber auch Fälle, wo die Species *A* nur als Vater, die Species *B* nur als Mutter möglich ist, indem die Bestäubung von *A* mit dem Pollen von *B* erfolglos bleibt. So fand Thuret, dass, wie schon erwähnt, Fucus vesiculosus mit den Spermatozoiden von Fucus serratus Bastarde liefert, während die Vermischung der Eier von Fucus serratus mit den Spermatozoiden von Fucus vesiculosus erfolglos bleibt; nach Gärtner ist Nicotiana paniculata mit dem Pollen von Nicotiana Langsdorfii zur Bildung hybrider Samen sehr geneigt, während Nicotiana Langsdorfii mit dem Pollen von Nicotiana paniculata keine Samen bildet. Kölreuter konnte von Mirabilis Jalappa mit dem Pollen von Mirabilis longiflora leicht Samen gewinnen, aber mehr als 200 Bestäubungen von Mirabilis longiflora durch Mirabilis Jalappa während acht Jahren blieben erfolglos.

4) Die sexuelle Affinität bietet die verschiedensten Abstufungen dar; das eine Extrem liegt in der völligen Erfolglosigkeit der Bestäubung mit Pollen einer anderen Varietät oder Species, derart, dass nicht einmal die Pollenschläuche in die Narbe eindringen und die bestäubte Blüthe sich wie eine nicht bestäubte verhält; das andere Extrem zeigt sich in der Bildung von zahlreichen Bastarden, welche sich nicht nur kräftig entwickeln, sondern auch geschlechtlich fortpflanzen. Zwischen beiden Extremen kommen die mannigfaltigsten Abstufungen und Uebergänge vor. Die geringsten Grade der Einwirkung andersartigen Pollens liegen darin, dass nur an den Blüthentheilen der Mutterpflanze selbst verschiedene Veränderungen stattfinden, indem der Fruchtknoten, oder dieser und die Samenknospen wachsen, ohne dass ein Embryo gebildet wird; ein höherer Grad der Wirkung macht sich in der Bildung reifer, normaler Früchte mit embryohaltigen Samen bemerklich, die Embryonen sind aber nicht keimungsfähig; eine Steigerung tritt dann ferner bezüglich der Anzahl reifer entwickelungsfähiger Embryonen in dem bestäubten Fruchtknoten ein (vergl. Hildebrand: Bastardirungsversuche an Orchideen in Bot. Zeitung 1865, Nr. 34).

5) Wenn gleichzeitig verschiedene Arten von Blüthenstaub auf dieselbe Narbe übertragen werden, so wirkt nur eine Pollenart befruchtend, es ist diejenige, der man die grösste sexuelle Affinität zuschreiben darf. Da nun im Allgemeinen der Pollen auf die Befruchtung einer anderen Blüthe derselben Species am günstigsten einwirkt, da mit anderen Worten die sexuelle Affinität zwischen den Blüthen oder Individuen derselben Species ein Maximum erreicht (vergl. § 13), so wirkt bei gleichzeitiger Bestäubung der Narbe mit Pollen derselben und dem einer anderen Species nur ersterer befruchtend; da andererseits die Bastardirung zwischen Varietäten zuweilen günstiger wirkt, als die Befruchtung einer Varietät mit

sich selbst, so kann in diesem Falle der andersartige Pollen den eigenartigen von der Befruchtung ausschliessen. — Kommen verschiedene Arten von Pollen ungleichzeitig auf eine Narbe, und ist der später hinzutretende von grösserer sexueller Affinität, so kann er nur dann noch befruchtend wirken, wenn der zuerst eingedrungene noch nicht befruchtend oder störend eingewirkt hat; Bastardbefruchtung kann bei Nicotiana schon nach zwei Stunden, bei Malva und Hibiscus schon nach drei Stunden, bei Dianthus nach fünf bis sechs Stunden nicht mehr durch den eigenen Pollen verhindert werden.

6) Der Bastard steht seinen systematischen Merkmalen nach zwischen den verschiedenen elterlichen Formen; meist hält er ziemlich die Mitte, seltener ist er einer der beiden Stammformen ähnlicher als der anderen, was bei den Varietätsbastarden auffallender vortritt, als bei den Artbastarden; daraus folgt, dass bei reciproken Bastarden der Arten *A* und *B*, der Bastard *AB* dem Bastard *BA* im Allgemeinen äusserlich gleich ist, doch können beide innerlich gewisse Verschiedenheiten zeigen; so ist nach Gärtner der Bastard Nicotiana paniculato-rustica fruchtbarer als der reciproke Bastard Nicotiana rustico-paniculata [1]; eine innere Verschiedenheit reciproker Bastarde spricht sich auch darin aus, dass der eine variabler ist als der andere; so ist nach Gärtner die Nachkommenschaft von Digitalis purpureo-lutea variabler als diejenige von D. luteo-purpurea, diejenige von Dianthus pulchello-arenarius variabler als die von D. arenario-pulchellus.

Wenn zwei Arten *A* und *B* Bastarde bilden, und die eine Art *A* übt auf die Form und Eigenschaften des Bastards einen grösseren Einfluss als die andere Art *B*, so muss der Bastard bei seiner und seiner Nachkommen Befruchtung durch *A* rascher in die Stammform *A* übergeführt werden, als er durch die Befruchtung mit *B* in die Stammform *B* übergeht; so wurde nach Gärtner der Bastard von Dianthus chinensis und Dianthus caryophyllus bei wiederholter Befruchtung durch letzteren nach 3—4 Generationen in D. caryophyllus übergeführt, während die Befruchtung mit Dianthus chinensis erst nach fünf bis sechs Generationen Nachkommen von der Form des Dianthus chinensis lieferte.

7) Die Merkmale der Stammformen werden in der Regel so auf den Bastard übertragen, dass in jedem Merkmal sich der Einfluss beider Eltern kundgiebt, es findet eine gegenseitige Durchdringung (Fusion) der verschiedenen Merkmale statt; bei den Speciesbastarden ist dies entschiedener als bei den Varietätsbastarden ausgesprochen; bei letzteren treten zuweilen gewisse unwesentliche Merkmale der Eltern getrennt neben einander auf; statt einer entsprechenden Mischfarbe der Blüthen z. B. verschiedenartige Streifen und Flecken; ein Bastard, den Sageret aus Cucumis Chate (weiblich) mit Cucumis Melo Cantalupus (der eine netzförmige Schale besass) erzog, zeigte gelbes Fruchtfleisch, netzförmige Zeichnung der Schale, ziemlich starke Rippen wie der Vater, weissen Samen und sauren Geschmack wie die Mutter, ein anderer Bastard dieser beiden Arten hatte dagegen den süssen Geschmack und das gelbliche Fruchtfleisch des Vaters, die weissen Samen und die glatte Fruchtschale der Mutter. In diese Kategorie gehört auch der Bastard von Cytisus Laburnum mit Cytisus purpureus, dessen Zweige bald der einen, bald der anderen Stammform ganz oder theilweise gleichen. Ich

---

1) Bei dieser Bezeichnungsweise steht der Name des Vaters vorn, Nic. rustico-paniculata ist also durch den Pollen von N. rustica in der Mutterpflanze N. paniculata erzeugt.

fand ein sehr wahrscheinlich hybrides Antirrhinum majus, dessen Blüthenstand auf der einen Seite der Spindel nur einförmig dunkelrothe, auf der anderen nur gelbe Blüthen trug; zwischen beiden Hälften der Inflorescenz stand eine Blüthe, die halb roth und halb gelb gefärbt war.

8) Neben den ererbten Eigenschaften besitzt der Bastard gewöhnlich noch neue Merkmale, durch die er sich von beiden Stammformen unterscheidet: eine neue Eigenschaft des Bastards, zumal des Varietätsbastards, ist z. B. die Neigung stärker zu variiren, als es die Stammformen thun; die Speciesbastarde sind in ihrer Sexualität meist geschwächt, die von nahe verwandten Species sind dabei in ihrem Wuchs oft kräftiger als die beiden Stammformen, während die Bastarde entfernterer Arten sich kümmerlicher entwickeln. Das luxurirende Wachsthum von Bastarden nahe verwandter Arten spricht sich in der Bildung zahlreicherer und grösserer Blätter, höherer und kräftigerer Stengel, reicherer Bewurzelung, zahlreicherer Sprosse (Stolonen, Ableger) u. s. w. aus. Die Bastarde haben auch die Neigung eine längere Lebensdauer anzunehmen, aus ein- und zweijährigen Eltern entstehen mehr- und vieljährige Bastarde, dies wahrscheinlich aber infolge der meist geringen Samenbildung; ausserdem zeichnen sich die Bastarde dadurch aus, dass sie früher zu blühen anfangen, dass sie es länger und reichlicher thun als die Stammformen; zuweilen bilden sie ausserordentliche Mengen von Blüthen, welche zudem grösser, auch wohlriechender, intensiver gefärbt und von längerer Dauer sind; die Blüthen der Bastarde haben eine Neigung sich zu füllen, ihre Geschlechtsblätter zu vermehren und sie corollinisch auszubilden. — Neben diesem luxurirenden Wuchs ist die Sexualität meist geschwächt und zwar in den verschiedensten Abstufungen: »Die Staubgefässe sind bei den einen äusserlich zwar vollkommen ausgebildet, aber ganz oder theilweise unfruchtbar, indem die Pollenkörner nicht die gehörige Ausbildung erreichen; bei anderen sind die ganzen Staubgefässe verkümmert und auf kleine Rudimente reducirt. — Die Stempel (Carpelle, Gynaeceum) der Bastarde lassen sich in den meisten Fällen äusserlich von denen der elterlichen Arten nicht unterscheiden, aber ihre Ovula haben keine oder nur geringe Conceptionsfähigkeit; es werden keine Keimbläschen gebildet, oder der Embryo, der aus den Keimbläschen sich zu entwickeln beginnt, stirbt früher oder später ab. Im günstigsten Falle, wenn keimfähige Samen gebildet werden, so sind sie in geringerer Menge vorhanden, und sie bekunden in der langsamen Keimung und in der kürzeren Dauer der Keimfähigkeit eine gewisse Schwäche« (Nägeli). Die Schwächung der Sexualität ist bei manchen Varietätsbastarden kaum bemerklich, bei anderen gering, sie steigert sich im Allgemeinen um so mehr, je entfernter die systematische Verwandtschaft und sexuelle Affinität der Eltern ist. Wenn die Artbastarde durch Selbstbestäubung Samen zu bilden vermögen, so vermindert sich bei fortgesetzter Selbstbestäubung die Fruchtbarkeit meist von Generation zu Generation, eine Erscheinung, die vielleicht weniger auf der sexuellen Schwäche der Bastarde, als vielmehr auf dem Umstande beruht, dass man wahrscheinlich die Blüthen der Bastarde oft mit sich selbst, statt mit anderen Blüthen oder mit anderen Individuen gleicher Bastarde befruchtet hat. — Im Allgemeinen kann nach Nägeli die Regel gelten, dass die männlichen Organe der Speciesbastarde in höherem Grade geschwächt sind als die weiblichen, doch giebt es Ausnahmen.

9) »Im Allgemeinen variiren die Bastarde in der ersten Generation um so weniger, je weiter die elterlichen Formen in der Verwandtschaft von einander

entfernt sind, also die Artbastarde weniger als die Varietätsbastarde; jene zeichnen sich oft durch eine grosse Einförmigkeit, diese durch eine grosse Vielförmigkeit aus. Wenn die Bastarde sich selbst befruchten, so vermehrt sich die Variabilität in der zweiten und den folgenden Generationen um so mehr, je vollständiger sie in der ersten mangelte; und zwar treten um so sicherer, je weiter die Stammformen aus einander liegen, drei verschiedene Varietäten auf: eine, die dem ursprünglichen Typus entspricht, und zwei andere, die den Stammformen ähnlicher sind. Diese Varietäten haben aber, wenigstens in den nächsten Generationen, wenig Constanz, sie verwandeln sich leicht in einander; ein wirkliches Zurückschlagen zu einer der beiden Stammformen (bei reiner Inzucht), findet vorzüglich dann statt, wenn die Stammformen sehr nahe verwandt sind, also bei den Bastarden der Varietäten und der varietätähnlichen Arten. Wenn es bei anderen Speciesbastarden vorkommt, so scheint es auf diejenigen Fälle beschränkt zu sein, wo eine Art einen überwiegenden Einfluss bei der hybriden Befruchtung ausgeübt hat« (Nageli).

10) Wird ein Bastard mit einer seiner Stammformen, oder mit einer anderen Stammform, oder mit einem Bastarde anderer Abstammung sexuell vereinigt, so entsteht ein a b g e l e i t e t e r B a s t a r d, der seinerseits wieder mit einer der Stammformen oder mit Bastarden anderer Abstammung vereinigt werden kann. Findet die Vereinigung eines Bastards mit einer seiner Stammformen statt, und wird der so erhaltene abgeleitete Bastard wieder mit derselben Stammform vereinigt und dies durch mehrere Generationen fortgesetzt, so nehmen die abgeleiteten Nachkommen immer mehr von den Eigenschaften der einen Stammform in sich auf und werden dieser endlich vollkommen gleich, der abgeleitete Bastard kehrt in die zur Ableitung benutzte Stammform zurück; je nachdem die eine oder die andere der beiden Stammformen zur Ableitung benutzt wird, sind mehr oder minder viele Generationen nöthig, damit der abgeleitete Bastard der einen Stammform gleich werde; aus diesem Verhalten hat Nägeli numerische Ausdrücke (Erbschaftsformeln) abgeleitet, welche in Zahlen angeben, wie gross der Einfluss einer Art bezüglich der Vererbung der Eigenschaften bei der Bastardirung ist. In dem Maasse, wie der abgeleitete Bastard sich der einen Stammform nähert, nimmt seine Bastardnatur mehr und mehr ab, und zumal steigert sich seine Fruchtbarkeit.

Wird ein Bastard mit einer neuen Stammform oder mit einem Bastarde anderer Art sexuell vereinigt, so entsteht ein abgeleiteter Bastard, in welchem drei, vier oder mehr Species (oder Varietäten) verschmolzen sind; Wichura hat selbst sechs verschiedene Weidenarten zu einem abgeleiteten Bastarde vereinigt. Derartige Bastarde, die man wohl besser als combinirte Bastarde bezeichnen könnte, folgen bezüglich ihrer Form und ihres sonstigen Verhaltens im Allgemeinen den Regeln, welche für die einfachen Bastarde angegeben wurden; die combinirten Bastarde werden um so steriler, je mehr verschiedene Stammformen in ihnen vereinigt sind, auch sind sie gewöhnlich sehr variabel; Wichura zeigte aus seinen und aus Gärtner's Beobachtungen, dass die Zeugungsproducte des hybriden Pollens variabler (vielgestaltiger) als die des Pollens ächter Arten sind.

Die Erfolge der Hybridation sind für die Theorie der Sexualität deshalb wichtig, weil eine Grenze, ein wesentlicher Unterschied zwischen der Befruchtung reiner Arten oder Va-

rietäten mit sich selbst und mit anderen Arten oder Varietäten nicht besteht, und weil im letzteren Falle, also bei der Hybridation, manche Eigenthümlichkeiten der sexuellen Differenzirung und Vereinigung deutlicher hervortreten. Die beiden Extreme bezüglich der Möglichkeit einer fruchtbaren Vereinigung von Sexualzellen liegen weit auseinander, sind aber durch zahlreiche und verschiedenartige Uebergänge und Mittelbildungen verbunden; das eine Extrem fanden wir bei der Gattung Rhynchonema und bei manchen Saprolegnien, wo die sexuelle Vereinigung zwischen Schwesterzellen mit Erfolg und regelmässig stattfindet, das andere Extrem bieten die Gattungsbastarde, wo die sich vereinigenden Sexualzellen sehr verschiedenen Pflanzenformen angehören, deren Abstammung von einer gemeinsamen Urform einer weit zurückliegenden Vergangenheit angehört. Die grosse Mehrzahl der Vorkommnisse im Pflanzenreich zeigt aber, dass die sexuelle Vereinigung meist dann den besten Erfolg hat, wenn die Sexualzellen weder in einer zu nahen, noch in einer zu entfernten Verwandtschaft zu einander stehen; die Selbstbefruchtung wird in den allermeisten Fällen eben so sorgfältig vermieden, wie die Bastardirung verschiedener Arten oder Gattungen. Die Erscheinungen lassen sich in den Satz zusammenfassen, dass wahrscheinlich die ursprüngliche Form der sexuellen Differenzirung in der gleichzeitigen Bildung männlicher und weiblicher Organe dicht neben einander auf der Pflanze besteht, dass aber die sexuelle Vereinigung wirksamer und für die Erhaltung des Pflanzenlebens günstiger ist, wenn nicht die dicht beisammen entstandenen Sexualzellen sich vereinigen, sondern solche von verschiedener Abstammung, wobei aber ein gewisses mittleres Maass der Verschiedenheit der Abstammung als das günstigste sich herausstellt; dieses mittlere Maass der Verschiedenheit der Abstammung mit dem Maximum der sexuellen Leistung ist gegeben, wenn die Sexualzellen von verschiedenen Individuen (Stöcken) einer und derselben Pflanzenspecies abstammen. Die im vorigen Paragraphen betrachteten Organisationsverhältnisse, welche sich in der Polygamie, Diclinie, Dichogamie, Heterostylie, der Impotenz des Pollens auf der Narbe derselben Blüthe (Corydalis, Oncidium), in der mechanischen Unmöglichkeit der Selbstbestäubung (viele Orchideen, Aristolochia Clematitis u. a.) aussprechen, sind verschiedene Mittel und Wege, die Bastardirung der Individuen von morphologisch (systematisch) gleicher Art zu begünstigen oder allein möglich zu machen.

---

## Siebentes Kapitel.

# Die Entstehung der Pflanzenformen.

§ 35. **Entstehung der Varietäten.** Die Eigenschaften der Pflanzen gehen auf ihre Nachkommen über, sie werden vererbt; neben den angeerbten Eigenschaften können an einzelnen oder vielen Nachkommen einer Pflanze aber auch neue Merkmale auftreten, welche an den Vorfahren noch nicht zu bemerken waren; so erhielt z. B. Descemet 1803 bei einer Aussaat der Samen von Robinia Pseudo-Acacia[1]) ein Exemplar, dem die Stacheln fehlten; Duchesne (1761) bei einer Aussaat von Fragaria vesca[2]) ein Exemplar, dessen Blätter nicht gedreit, sondern einfach sind; unter den Sämlingen von Datura Tatula fand Godron einen mit völlig glatter Kapsel, während sie bei dieser Art sonst stachlig ist[3]).

1) Vergl. Chevreul in Ann. des sc. nat. 1846. VI, 157.
2) Ausführlich in Usteri's Annalen der Botanik. Bd. V. 40.
3) Bei Naudin in Comptes rendus, 1867. Bd. 64, p. 929.

Die neuen an einzelnen Nachkommen auftretenden Eigenschaften sind oft nur individuell, d. h. sie werden nicht auf die ferneren Nachkommen vererbt; so liefern z. B. die Samen der stachellosen Robinie wieder stachlige Pflanzen, die also nicht der Mutter- sondern der Urmutterpflanze gleichen: in anderen Fällen ist dagegen die neue Eigenschaft erblich und zwar gewöhnlich anfangs nur theilweise, indem sie nur an einzelnen oder vielen Nachkommen der neuen Form auftritt, während die anderen zur Stammform zurückschlagen, wie bei der einblätterigen Erdbeere Duchesne's.

Wenn eine neue Eigenschaft wiederholt auf neue Generationen von Nachkommen vererbt wird, so nimmt die Zahl der zur Urform zurückkehrenden Exemplare oft von Generation zu Generation ab, die Erblichkeit der neuen Eigenschaften steigert sich, sie werden nach und nach constanter, oder selbst gerade so constant wie die Eigenschaften der Stammform. Die befestigte neue Pflanzenform ist eine Varietät (Beispiele s. bei Hofmeister: allgem. Morph. p. 565).

Eine und dieselbe Stammform kann gleichzeitig oder nach und nach mehrere oder zahlreiche, zuweilen viele Hunderte von Varietäten erzeugen, was besonders bei cultivirten Pflanzen viel geschieht: die an Farbe, Form und Grösse der Blüthen und im Wuchs verschiedenen überaus zahlreichen Varietäten von Dahlia variabilis sind seit dem Jahre 1802 in den Gärten aus der einfachen, gelb blühenden Stammform entstanden; die mannigfaltigen, zumal durch ihre Blüthenfärbung verschiedenen Varietäten des Gartenstiefmütterchens sind seit 1687 durch die Cultur aus der kleinblüthigen, meist einfach gefärbten Viola tricolor unserer Felder hervorgegangen [1]. Noch viel mannigfaltiger sind die Varietäten von Cucurbita Pepo nicht nur bezüglich ihrer Fruchtformen, sondern auch in allen übrigen Merkmalen, ähnlich ist es bei Brassica oleracea (Kohl) und vielen anderen Culturpflanzen der verschiedensten Art.

Manche Pflanzenformen sind zur Variation sehr geneigt; unter den wildwachsenden z. B. die strauchigen Rubusformen, die Rosen und Hieracien, andere zeichnen sich durch grosse Constanz ihrer sämmtlichen Merkmale aus, so z. B. der Roggen, der trotz langer Cultur noch keine erheblichen Varietäten geliefert hat, während der ihm nahe verwandte Weizen (zumal Triticum vulgare, amyleum und Spelta) zahlreiche alte Varietäten hat und deren immer noch neue liefert.

Die allermeisten erblichen Varietäten entstehen bei der geschlechtlichen Fortpflanzung; bei den Phanerogamen derart, dass die neuen Eigenschaften plötzlich an einzelnen Sämlingen auftreten, die sich dadurch von der Mutterpflanze unterscheiden. Es kommt aber auch vor, dass einzelne Knospen sich anders entwickeln als die übrigen Sprosse desselben Stockes; es sind hierbei zwei verschiedene Fälle sorgfältig zu unterscheiden, da sie eine ganz verschiedene Bedeutung haben; in dem einen Falle nämlich sind die abweichenden Sprosse eines Stockes, der selbst einer Varietät angehört, der Stammform gleich, sie schlagen also in die alte Form zurück, und man hat es demnach nicht mit Erzeugung einer neuen Form, sondern mit der Zerstörung einer solchen zu thun: im Münchener botanischen Garten steht z. B. eine Buche mit zerschlitzten Blättern (die also einer

---

1) Darwin: Das Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustand der Domestication, übers. von Carus (Stuttgart 1868) I, p. 469 u. 471.

Varietät angehört, an welcher ein Ast gewöhnliche, ungetheilte, ganzrandige Blätter trägt, der also in die Stammform zurückschlägt. — Im andern Falle dagegen treten an einzelnen Sprossen eines Stockes wirklich neue, vorher noch nicht dagewesene Eigenschaften auf: so findet man zuweilen einzelne Sprosse mit alternirend dreigliedrigen Blattquirlen bei Myrtus communis: solche aufrechte Sprosse erzeugen aber aus ihren Blattaxeln, wie ich fand, wieder die gewöhnlichen Zweige mit decussirten Blättern: Knight (Darwin l. c. p. 479) beobachtete an einer Kirsche (May Duke) einen Zweig, dessen Früchte länglich waren und immer später reiften: von der gemeinen Moosrose ist es nach Darwin (l. c. p. 485) wahrscheinlich, dass sie durch »Knospenvariation« aus einer Centifolie entstand; die gestreifte Moosrose erschien 1788 als Schössling an der gemeinen rothen Moosrose; nach Rivers ergeben die Samen der einfachen rothen Moosrose fast stets wieder Moosrosen [1].

Von der Variation sind die blossen Ernährungszustände der Pflanzen und solche Veränderungen zu unterscheiden, die unmittelbar durch äussere Einflüsse hervorgebracht werden. Reichlich oder kümmerlich ernährte Exemplare derselben Pflanzenform unterscheiden sich oft auffallend in der Grösse und Zahl der Blätter, Sprosse, Blüthen, Früchte: tiefer Schatten bewirkt bei Pflanzen, die sonst im Sonnenlicht wachsen, oft die auffallendsten Habitusveränderungen; aber diese Veränderungen werden nicht erblich; die Nachkommen solcher Individuen nehmen bei normaler Ernährung und Beleuchtung die früheren Eigenschaften wieder an.

Diejenigen Eigenschaften dagegen, welche im Stande sind erblich zu werden, Varietäten zu begründen, treten unabhängig von der unmittelbaren Einwirkung des Bodens, Standorts, Klimas und überhaupt äusserer Einflüsse auf; sie kommen scheinbar ohne alle Ursache zum Vorschein: man muss daher annehmen, dass entweder ganz unmerkliche äussere Anstösse den an sich ohnehin höchst complicirten Entwickelungsprocess erst unmerklich ablenken, und dass sich diese Aberration nach und nach steigert, bis sie bemerklich wird, oder aber man kann sich vorstellen, dass die Vorgänge im Innern der Pflanze selbst derart auf einander einwirken, dass eher oder später eine Veränderung auch äusserlich hervortritt.

Die Thatsache, dass wildwachsende Pflanzen, wenn sie in Cultur genommen werden, gewöhnlich erbliche Varietäten zu bilden beginnen, zeigt, dass die Veränderung der äusseren Lebensbedingungen den herkömmlichen Entwickelungsprocess gewissermaassen erschüttert; sie zeigt aber nicht, dass etwa bestimmte äussere Einflüsse bestimmte ihnen entsprechende und erbliche Varietäten produciren; denn unter denselben Culturbedingungen entstehen aus derselben Stammform gleichzeitig oder nach und nach die verschiedensten Varietäten, und so ist es auch im Freien bei den wildwachsenden Pflanzen; auf demselben Standort unter ganz gleichen Lebensbedingungen kommt oft die Stammform neben ihren verschiedenen Varietäten vor, und oft findet man eine und dieselbe Varietät an den verschiedensten Localitäten [2]. — Ebendarum, weil die Varietäten in so hohem Grade von äusseren Einflüssen abhängig sind, werden sie erblich; eine durch Feuchtigkeit oder Schatten u. s. w. verursachte Veränderung einer Pflanze

1) Noch andere Fälle bei Braun: Abhandl. der Berliner Akademie, 1859. A. p. 219.

2) Weitere Ausführungen über dieses sehr wichtige Thema bei Nägeli im Sitzungsber. d. k. bayer. Akad. der Wiss. 1865, 15. Dec.

wird eben deshalb nicht erblich, weil ihre Nachkommen unter andern Lebensbedingungen sofort wieder andere vergängliche Eigenschaften annehmen. Dass die erblichen Eigenschaften oder solche, die es werden können, nicht von äusseren elementaren Einflüssen hervorgerufen werden, folgt am bestimmtesten daraus, dass Samen aus derselben Frucht verschiedene Varietäten oder eine Varietät neben der erblichen Stammform liefern.

Wenn nun auch die Entstehung und Form der Varietäten von den unmittelbaren äusseren Einflüssen nicht bewirkt wird, so kann doch die fernere Existenz einer Varietät von den letzteren bestimmt werden; ist eine Varietät entstanden, so frägt es sich, ob sie auf trockenem oder feuchtem Boden, auf sonnigen oder schattigen Stellen u. s. w. gedeihen wird, ob sie sich dort fortpflanzen kann, oder ob sie daselbst zu Grunde geht. Man kommt zu dem Schluss, dass die erblichen Varietäten unabhängig von directen äusseren Einflüssen entstehen, dass aber die Möglichkeit ihrer ferneren Existenz von den äusseren Einflüssen abhängt; eine auf einem bestimmten Standort allein vorkommende Varietät ist nicht von den Einwirkungen des Standorts erzeugt, sondern dieser bietet ihr nur die specifisch für sie nöthigen Lebensbedingungen, während andere hier auftauchende Varietäten zu Grunde gehen.

Es wurde schon in § 32 darauf hingewiesen, dass die Bastarde im Allgemeinen zur Bildung von Varietäten geneigt sind; indem sich im Bastard zweierlei erbliche Naturen vereinigen, wird der Anstoss zur Bildung neuer Eigenschaften gegeben, die ebenfalls mehr oder minder erblich sein können. Für die Pflanzenzüchter ist die Bestardirung daher einer der wichtigsten Hebel, die Constanz ererbter Eigenschaften zu erschüttern und aus zwei discreten erblichen Formen zahlreiche Varietäten zu erzeugen [1]). Aber auch die gewöhnliche sexuelle Vereinigung zweier Individuen einer Species, wie sie bei den Diöcisten, Dichogamen, Heterostylen und anderen Pflanzen vorkommt, kann als eine Art der Bastardirung betrachtet werden: auch hier sind die zusammenwirkenden Individuen ohne Zweifel verschieden, denn sonst würde ihre Kreuzung nicht erfolgreicher sein, als die Selbstbefruchtung; auch in diesen Fällen treffen also im Nachkommen zweierlei, wenn auch wenig verschiedene Naturen zusammen, und wenn in dem Bastard verschiedener Pflanzenformen eine starke Neigung zur Variation auftritt, so wird die Befruchtung zweier verschiedener Exemplare einer und derselben Pflanzenform wenigstens eine schwache Neigung zur Variation hervorrufen können. Es ist daher wahrscheinlich, dass in der sexuellen Vereinigung verschiedener Individuen, die in der Natur überall auch bei Hermaphroditen angestrebt wird, eine beständig wirkende Ursache zum Variiren der Pflanzen gegeben ist; es ist dies aber jedenfalls nicht die einzige Ursache des Variirens, wie schon die Thatsache der »Knospenvariation« zeigt, und wie aus der Erwägung hervorgeht, dass ja die Verschiedenheit der Individuen, die ein variables Product erzeugen, selbst schon auf schwacher Variation beruht.

Zahlreiche Thatsachen und Gründe sprechen dafür, dass fast jede Pflanze die Neigung hat, beständig und in verschiedener Weise zu variiren, während zugleich jede nicht unmittelbar durch äussere Einflüsse entstandene neue Eigenschaft erblich zu werden strebt; wenn trotzdem viele wildwachsende Pflanzen und manche cultivirte eine grosse Constanz

---

1) Vergl. auch Naudin in Comptes rendus des séances de l'Acad. des sc. 1864. T. 59, p. 837.

erlangen und keine äusserlich unterscheidbaren Varietäten erzeugen, so beruht dies wohl meist darauf, dass die entstehenden neuen Varietäten unter den gerade gegebenen Lebensbedingungen nicht existenzfähig sind oder doch bald wieder zu Grunde gehen, worauf ich weiter unten noch ausführlicher zurückkomme. — Die Erblichkeit neuer Eigenschaften tritt besonders dann in einem recht eigenthümlichen Lichte hervor, wenn die letzteren, wie bei der Knospenvariation, nicht einmal dem ganzen Stocke der erzeugenden Pflanze, sondern nur einem Sprosse zukommen: einen noch merkwürdigeren Fall constatirte Kencely Bridgman: er fand, dass die Sporen von dem normal geformten unteren, inneren Theil der Lamina der Blätter von Scolopendrium vulgare laceratum und Scolopendrium vulgare Cristagalli durchgängig Pflanzen der normalen Stammform lieferten, während die Sporen, welche auf dem abnorm gebildeten peripherischen Blatttheil erzeugt waren, die genannten Varietäten reproducirten (Nägeli in Ber. d. k. bayr. Acad. der Wiss. 1866, 18. Jan., p. 274).

§ 36. **Accumulation neuer Eigenschaften bei der Fortpflanzung der Varietäten.** Die Differenz einer neu entstandenen Varietät und ihrer Stammformen oder die Differenz zwischen den Varietäten einer gemeinsamen Stammform ist anfangs meist ziemlich gering, oft bezieht sie sich nur auf einzelne Merkmale. Aber die Varietät kann in ihren Nachkommen selbst wieder variiren, und dadurch können die neuen Merkmale weiter ausgebildet und ausserdem neue Merkmale anderer Art hinzugefügt werden: auf diese Weise wird der Betrag der Differenz zwischen Stammform und Varietät und zwischen den Varietäten derselben Stammform gesteigert: nimmt mit der wachsenden Differenz der Eigenschaften auch die Erblichkeit der letztern zu, so wird die Varietät der Stammform endlich so entfremdet, dass ihre genetische Zusammengehörigkeit nur noch historisch oder durch Uebergangsfomen zu erweisen ist; so verhält es sich mit vielen unserer Culturpflanzen, z. B. der Birne, die schon im wilden Zustand gern variirt, in der Cultur aber ihren Wuchs, Blattform, Blüthen und zumal die Früchte in einem Grade verändert hat, dass wir die edelsten Birnsorten niemals für Abkömmlinge der wilden Pyrus communis halten dürften, wenn nicht Decaisne durch das Studium der Uebergangsformen diese genetische Zusammengehörigkeit erwiesen hätte (Darwin l. c. 444). Ebenso ist es kaum zweifelhaft, dass die sämmtlichen cultivirten Stachelbeeren von der in Central- und Nordeuropa wildwachsenden Ribes grossularia abstammen, und für sie führt Darwin den historischen Nachweis, wie die Grösse der Früchte seit 1786 durch die Cultur beständig zugenommen hat, bis sie 1852 das Gewicht von 5 Loth erreichten: Darwin fand, dass ein Apfel von 6½ Zoll Umfang dasselbe Gewicht hatte. — Die verschiedenen Kohlvarietäten stammen vielleicht von einer, vielleicht auch nach A. de Candolle von zwei oder drei nahe verwandten, noch jetzt in den Mittelmeergegenden lebenden Stammformen ab: im letzteren Falle hat jedenfalls Bastardirung mitgewirkt; die Varietäten sind zum grossen Theil erblich, aber noch ohne strenge Constanz; wie gross der Betrag der Variation während der Cultur geworden ist, zeigt einerseits die Existenz baumartiger Formen mit verzweigten holzigen Stämmen von 10—12, selbst 16 Fuss Höhe, neben dem Kopfkohl mit niederem Stamm und einem kugeligen oder spitzen oder breiten Kopf, der aus den über einander gelegten Blättern besteht, daneben der savoyer Kohl mit seinen blasigen, krausen Blättern, die Kohlrabi mit ihrem unten kugelig angeschwollenen Stamm, der Blumenkohl mit seinen dicht gedrängten monströsen Blüthen u. s. w.[1]). Von vielen

1) Vergl. Metzger: Landwirthschaftl. Pflanzenkunde, Frankfurt a. M. 1841, p. 1000 und Darwin l. c. 404.

Culturpflanzen kennt man die ursprünglich wildwachsenden Formen nicht; möglich, dass diese in einzelnen Fällen verschwunden sind, aber wahrscheinlicher ist es, dass die in der Cultur entstandenen Varietäten so viele neue Eigenschaften nach und nach erworben (accumulirt) haben, dass ihre Aehnlichkeit mit der wildwachsenden Stammform nicht mehr zu erkennen ist; so ist es wahrscheinlich bei den cultivirten kürbisartigen Pflanzen, den Kürbissen, Flaschenkürbissen, Melonen und Wassermelonen, deren Hunderte von Varietäten Naudin auf drei Stammformen, nämlich Curcurbita Pepo, maxima und moschata zurückführt, die aber im wilden Zustand nicht bekannt sind; diese Stammformen sind aus den Aehnlichkeiten und Verschiedenheiten der zahllosen Varietäten gewissermaassen herausconstruirt und nur ideal vorhanden; es ist die Frage, ob irgend eine derselben jemals reell existirt hat, oder ob diese idealen Stammformen nicht blos dreien Hauptvarietäten entsprechen, die aus einer vielleicht noch jetzt existirenden Stammform, oder aus der Bastardirung einiger solcher entstanden sind. Viele von diesen Varietäten sind vollkommen erblich, und alle Organe zeigen die weitgehendsten Verschiedenheiten; wie gross und mannigfaltig diese sind, erhellt schon daraus, dass Naudin die Formengruppe, die er unter dem Namen C. Pepo zusammenfasst, in sieben Sectionen eintheilt, von denen eine jede wieder untergeordnete Varietäten umfasst (Darwin l. c. p. 455)[1]; die Frucht der einen Varietät übertrifft die einer andern um mehr als das Zweitausendfache der Grösse; die Stammform der Frucht ist wahrscheinlich eiförmig, sie wird aber bei manchen Varietäten in einen Cylinder ausgezogen, bei anderen in eine flache Scheibe verkürzt; die Färbung der Fruchtschale ist bei den verschiedenen Varietäten fast unendlich verschieden; manche haben harte, andere weiche Schale, manche süsses, andere bitterliches Fruchtfleisch; die Samen differiren von 6—7 bis auf 25 Millimeter Länge; bei manchen sind die Ranken monströs, bei anderen fehlen sie ganz; eine Varietät bildet ihre Ranken in Zweige um, welche Blätter, Blüthen und Früchte bringen. Selbst Merkmale, welche sonst in ganzen Ordnungen des Systems constant sind, werden bei den Kürbissen höchst variabel; so führt Naudin (Comptes rendus 1867, T. 64, p. 929) eine chinesische Varietät von C. maxima an, die einen gänzlich freien (oberständigen) Fruchtknoten besitzt, während er sonst bei den Cucurbitaceen und näher verwandten Familien unterständig ist[2]. — Die Varietäten der Melone theilt Naudin in 10 Sectionen ein; auch differiren nicht nur die Früchte, sondern auch die Blätter und der ganze Wuchs (Tracht, Habitus); manche Melonenfrüchte sind nur so gross wie kleine Pflaumen; andere wiegen bis 66 Pfund; eine Varietät hat eine scharlachrothe Frucht, eine andere hat nur einen Zoll Querdurchmesser, ist aber 3 Fuss lang und windet sich schlangenförmig nach allen Richtungen, auch andere Organe dieser Varietät verlängern sich stark; die Früchte einer Melonenvarietät sind von Gurken äusserlich und innerlich kaum zu unterscheiden; eine algerische Melone zerfällt bei der Reife plötzlich in Stücke (Darwin l. c. 458).

Aehnlich wie die Gattung Cucurbita verhält sich Zea; die cultivirten Mais-

1) Vergl. auch Metzger: Landwirthschaftl. Pflanzenkunde. Frankfurt a. M. 1841, p. 692.

2) Eine Begonia frigida producirte in Kew nach Hooker neben männlichen und weiblichen Blüthen (mit unterständigem Ovarium) auch hermaphroditische Blüthen mit oberständigem Ovarium; diese Variation wurde durch die Samen aus normalen Blüthen reproducirt (Darwin l. c. 466).

varietäten stammen wahrscheinlich nur von einer wildwachsenden Urform ab, die schon vor sehr langer Zeit in Amerika in Cultur genommen wurde; es erscheint aber fraglich, ob die in Brasilien wildwachsende (die einzige wildwachsende bekannte) Art mit langen, die Körner umhüllenden Spelzen die Stammform ist: ist sie es nicht, so kennt man gegenwärtig keine Pflanze, die man als Stammform unserer zahlreichen und höchst verschiedenen Maisvarietäten betrachten könnte. Auch hier hat sich durch die fortgesetzte Cultur der Betrag der Differenzen der verschiedenen Varietäten unter sich, also auch zwischen ihnen und der Urform ausserordentlich gesteigert, und die einzelnen Varietäten unterscheiden sich nicht blos durch einzelne, sondern durch zahlreiche Merkmale; manche erreichen nur 1½ Fuss Höhe, andere werden 15—18 Fuss hoch; die Früchte stehen bei den verschiedenen Varietäten in 6—20 Längsreihen am Kolben, sie sind bald weiss, bald gelb, roth, orange, violett, schwarz gestrichelt, blau oder kupferroth; ihr Gewicht variirt um das Siebenfache; die Formen der Früchte sind höchst verschieden, es giebt Varietäten mit dreierlei verschieden geformten und gefärbten Früchten in einem Kolben; und zahlreiche andere Verschiedenheiten finden sich[1]. Diese Beispiele mögen hier genügen, um zu zeigen, wie hoch der Betrag der Abweichungen der Varietäten einer Stammform in der Cultur sich steigern kann; weiteres Material findet man in Darwin's genanntem Werk, bei Metzger und de Candolle (Geographie botanique) angehäuft.

Viel schwieriger, z. Th. unmöglich ist es, direct zu beweisen, wie hoch sich der Betrag der Variation wildwachsender Stammformen ausserhalb der Cultur steigern kann, weil hier im Allgemeinen historische Nachweisungen unthunlich oder nur auf weiten Umwegen und unter Zuhilfenahme von Hypothesen zu erreichen sind; da aber die Gesetze der Variation bei cultivirten und wilden Pflanzen unzweifelhaft dieselben sind, wenn sie auch in beiden Fällen unter verschiedenen Bedingungen wirken, so können wir einstweilen wenigstens als wahrscheinlich annehmen, dass die Pflanzen im wilden Zustand ebenso stark variiren, wie im domesticirten. Wir werden aber im Folgenden verschiedene und schwerwiegende Betrachtungen kennen lernen, welche zu der Folgerung führen, dass die Variation bei der Entstehung der verschiedenen wildwachsenden Pflanzenformen unendlich grössere Wirkungen hervorgebracht hat, als wir sie an den Culturvarietäten wahrnehmen.

Die Variation der Culturpflanzen zeigt, dass es nur eine Ursache der inneren und äusseren, erblichen Aehnlichkeit verschiedener Pflanzen giebt, diese Ursache ist der gemeinsame Ursprung der ähnlichen Formen aus einer und derselben Stammform; wenn wir nun unter den wildwachsenden Formen entsprechenden Verhältnissen begegnen, wenn wir finden, dass dort, wie bei den Culturpflanzen, zahlreiche verschiedene Formen durch Mittelformen, durch Uebergänge verbunden sind, ähnlich wie wir sie zwischen den Stammformen der Culturpflanzen und ihren abweichendsten Varietäten vorfinden, so müssen wir auch bei den wildwachsenden Pflanzen ähnliche Abstammungsverhältnisse als die einzige Ursache der Aehnlichkeit verschiedener Formen betrachten. Die ausserordentlich zahl-

1) Vergl. Darwin l. c. 400 und Metzger l. c. 207; auf die Ergebnisse der Culturversuche mit Rücksicht auf Variation und Constanz der Varietäten ist nicht viel Werth zu legen, da die Bastardirung nicht ausgeschlossen war; manche Varietäten des Mais sollen freilich schwer bastardiren.

reichen Formen der vielverbreiteten Gattung Hieracium z. B. verhalten sich in vieler Beziehung wie die cultivirten Kürbisse, Kohlarten u. s. w. Neben zahlreichen Formen, die als Species bezeichnet werden, finden sich noch zahlreichere Zwischenformen, die nur zum Theil Bastarde, meist Varietäten von vollkommener Fruchtbarkeit sind. Nägeli[1]), der diese Gattung einem ausführlichen Studium unterwarf, sagt: »wenn man die Typen, die durch Uebergangsformen von vollkommener Fruchtbarkeit verbunden sind, in eine einzige Art vereinigen wollte, so bekäme man für alle einheimischen Heracien nur drei Species, die von einzelnen Autoren auch schon als Gattungen getrennt worden sind: Pilosella (=Piloselloiden), Hieracium (Archieracium) und Chlorocrepis (Hier. staticifolium). Zwischen den drei Gruppen mangeln wenigstens in Europa die Uebergänge vollständig. Mit Unrecht hat man zwischen Piloselloiden und Archieracium Bastarde angenommen; die angeblichen Hybriden sind reine Piloselloiden oder reine Archieracien«, — »Nach dem jetzigen Stande der Wissenschaft, sagt Nägeli, sehe er keine andere Möglichkeit als die Annahme, es seien die Hieracium-Arten durch Transmutation entweder aus untergegangenen oder aus noch bestehenden Formen entstanden, und es sei ein grosser Theil der Zwischenglieder noch vorhanden, welche sich bei der Spaltung einer ursprünglichen Art in mehrere neue Arten naturgemäss mitbildeten, oder die bei der Umwandlung einer noch lebenden Art in eine von ihr sich abzweigende Species durchlaufen wurden. Es hätten sich also bei den Hieracien die Arten noch nicht durch Verdrängung der Zwischenglieder so vollständig getrennt, wie es bei den meisten anderen Gattungen der Fall ist« u. s. w.

Unter dem Namen Art oder Species fasst man die Gesammtheit aller Pflanzenindividuen zusammen, deren constante Merkmale gleich sind und sich von den constanten Merkmalen anderer ähnlicher Pflanzenformen unterscheiden; aus dem bisher Gesagten leuchtet nun ein, dass ein Unterschied zwischen constant gewordenen Varietäten einer bekannten Stammform und den wildwachsenden Species einer Gattung nur insofern besteht, als man bei jenen die Abstammung kennt, bei diesen nicht. Die verschiedenen constant gewordenen Culturvarietäten einer Stammform sind durch Mittelformen verbunden, in denen sich der fortschreitende Process der Accumulation neuer Varietäteigenschaften kundgiebt; diese Mittelformen können aber auch verschwinden, und dann liegt eine mehr oder minder breite Kluft zwischen den verschiedenen Varietäten selbst und zwischen ihnen und der Stammform andererseits. Beides findet man bei den wildwachsenden Pflanzen wieder; bei manchen Gattungen, wie Hieracium, sind sehr verschiedene Species durch zahlreiche Mittelformen, die mit ihnen zugleich vorkommen, verbunden; man ist nach der Analogie mit den Culturpflanzen berechtigt, diese Mittelformen, (insofern es nicht Bastarde sind) als die schrittweise weiter fortgebildeten Varietäten zu betrachten, von denen einzelne Nachkommen in der Accumulation neuer Eigenschaften am weitesten fortgeschritten sind; gewöhnlich aber sind die Mittelformen, die gewissermaassen die Brücke zwischen den Stammformen und den abgeleiteten Formen darstellen, verschwunden; in diesem Falle sind die Species derselben Gattung von einander isolirt, die Verschiedenheit ihrer Merkmale ist unvermittelt, die Arten einer Gattung stimmen aber unter sich durch zahlreiche erbliche Merkmale überein, sie unterscheiden sich von einander nur durch einzelne constante Merkmale, der Betrag der Aehnlichkeiten ist viel grösser, als der Betrag der Differenzen; es findet also zwischen verschiedenen Arten einer Gattung dasselbe Verhältniss, nur in gesteigertem Grade statt, wie zwischen sehr verschiedenen Varietäten derselben Stammform, und da man für dieses Verhältniss keine andere Erklärung kennt, als eben die gemeinsame Abstammung mit Variation und Erblichkeit der neuen Eigenschaften, so ist man berechtigt, die Arten einer Gattung

1) Sitzungsber. der k. bayer. Akad. d. Wiss. 1866, 10. März.

als die weiter ausgebildeten und constant gewordenen Varietäten einer gemeinsamen Stammform zu betrachten, die vielleicht wirklich verschwunden oder als solche nicht mehr zu erkennen ist. Eine natürliche Grenzlinie zwischen Varietät und Species besteht also nicht; beide sind nur durch den Betrag der Differenzen der Merkmale und durch den Grad der Constanz verschieden; so wie zahlreiche Varietäten in den Begriff einer Species eingeschlossen werden, insofern man bei der Feststellung der Species von den Differenzen der Varietäten absieht, so werden mehrere Species, indem man ein Maximum von gemeinsamen Eigenschaften derselben zusammenfasst, in eine Gattung vereinigt. Da man nun gerade die wichtigsten Eigenschaften der Pflanzen weder messen noch wägen kann, so ist es schwer, zum Theil selbst unmöglich, zu bestimmen, d. h. durch Uebereinkunft festzustellen, welcher Betrag von Differenzen dazu gehört, um zwei verschiedene, aber ähnliche Pflanzenformen nicht als Varietäten, sondern als Species zu charakterisiren; ebenso ist es im hohen Grade dem persönlichen Ermessen (dem sogenannten Tact) überlassen, ob man zwei ähnliche, aber verschiedene Formengruppen nur als zwei Species mit Varietäten oder aber als zwei Gattungen mit ihren Species bezeichnen soll. — Für die sinnliche Anschauung existirt nur das Individuum (oft nicht einmal dieses ganz); die Begriffe Varietät, Species, Gattung werden abstrahirt und bedeuten ein Maass von Verschiedenheiten der Individuen, welches bei der Varietät gering, bei der Species grösser, bei der Gattung noch grösser ist; in allen drei Fällen ist aber neben den Verschiedenheiten ein überwiegender Betrag von Aehnlichkeiten vorhanden, und da wir bei der Variation erfahren, dass aus gleichen Formen durch stetig fortschreitende Abweichungen ähnliche, aber immer verschiedener werdende Formen hervorgehen, so nehmen wir an, dass auch die höheren Grade der Verschiedenheit ähnlicher Formen, wie wir sie durch die Begriffe Species und Gattung ausdrücken, nur auf Accumulation neuer Eigenschaften bei der Variation aus einer Stammform entstanden sind.

§ 37. **Ursachen der fortschreitenden Ausbildung der Varietäten.** Die Eigenschaften der cultivirten Varietäten einer Stammform zeigen, wie Darwin zuerst hervorhob, immer eine auffallende und merkwürdige Beziehung zu den Zwecken, um deren Willen der Mensch die betreffenden Pflanzen cultivirt: die Varietäten des Weizens unterscheiden sich nur wenig in der Form des Halmes und der Blätter, die dem Menschen im Allgemeinen ziemlich gleichgültig sind, sie unterscheiden sich aber vielfach und in hohem Grade durch Form, Grösse, Stärke und Klebergehalt der Körner, d. h. durch Eigenschaften desjenigen Organes, um dess Willen der Weizen cultivirt wird, und durch solche Eigenschaften dieses Organs, welche unter verschiedenen Umständen besonders werthvoll für den Menschen sind; die Varietäten des Kohls dagegen lassen kaum einen Unterschied in den Samenkörnern, selbst kaum in den Schoten und Blüthen erkennen, deren äussere Eigenschaften dem Menschen gleichgültig sind, die inneren sind nur insofern werthvoll, als der Same die Varietät fortzupflanzen hat; dagegen unterscheiden sich die Kohlvarietäten durch die Ausbildung derjenigen Organe, welche man als Gemüse geniesst, und auf welche die Cultur daher achtet: es kommt darauf an, bei ähnlichem Geschmack und ähnlicher Wirkung auf die Ernährung des Menschen bald die Zartheit des Gewebes zu steigern, bald eine möglichst grosse Masse zu erzielen, bald die Zeit, wo das Gemüse brauchbar wird, zu ändern u. s. w.: das und manches Andere leisten die verschiedenen Varietäten in erwünschter Weise. Die Varietäten der Runkelrübe unterscheiden sich nur wenig in den Blüthen, schon mehr in den Blättern, je nachdem sie als Zier-Blattpflanzen in Gärten oder als landwirthschaftliche Producte cultivirt werden; letztere weichen unter einander ab durch Grösse der Knollen, Zuckergehalt und Form derselben, Eigenschaften, welche die Rüben bald werthvoller für die Füt-

terung, bald für die Zuckerfabrication machen; die Wurzeln, Blätter, Blüthen und Stämme der Obstvarietäten gleicher Species unterscheiden sich dagegen im Allgemeinen nur wenig, aber die Grösse, Form, Farbe, Geruch, Geschmack, Reifezeit, Dauerbarkeit der Früchte sind ausserordentlich verschieden, je nach dem speciellen Zweck, je nach der herrschenden Mode in der Verwendung der Früchte; bei den Gartenblumen sind es im Allgemeinen die Blüthen, zumal die Corollen und die Inflorescenzen, die sich bei den Varietäten einer Species unterscheiden, weil die meisten Gartenblumen nur mit Rücksicht auf Form, Grösse, Färbung, Geruch der Blüthe cultivirt werden, u. s. w.

Dieses Verhältniss der Culturvarietäten zu den Bedürfnissen der Menschen erklärt sich daraus, dass anfangs unbewusst, später bewusst von den verschiedenen Varietäten der cultivirten Pflanzen nur diejenigen zur weiteren Cultur verwendet wurden, an denen eine dem Menschen werthvolle Eigenschaft stärker hervortrat als an anderen Varietäten; man suchte diejenigen Individuen heraus, die einem bestimmten Bedürfnisse am meisten entsprechen, sie allein wurden weiter cultivirt, die betreffende Eigenschaft trat an einzelnen Nachkommen wieder besonders stark hervor, und nur diese wurden zur Fortpflanzung ausgewählt; so steigerte sich die eine dem Menschen werthvolle Eigenschaft immer mehr; andere Eigenschaften der Pflanze variirten unterdessen auch, sie wurden aber nicht beachtet und die betreffenden Exemplare nicht fortgepflanzt, eine Steigerung derselben von Generation zu Generation konnte daher nicht eintreten.

Es ist das grosse Verdienst Darwin's, gezeigt zu haben, dass auch die wildwachsenden Pflanzen beständig solchen Lebensbedingungen unterliegen, deren Effect darin besteht, dass von den Varietäten einer Stammform nur gewisse erhalten bleiben und eine Steigerung erfahren, während andere zu Grunde gehen. Das Verhältniss der variirenden wildwachsenden Pflanze zu ihrer Umgebung im weitesten Sinne des Wortes ist aber ein anderes als das der cultivirten Pflanze zum Menschen; dieser schützt seine Pfleglinge, um sie auszubeuten, er macht ihnen das Leben leicht, damit die ihm werthvollen Eigenschaften sich frei ausbilden können; die wildwachsende Pflanze dagegen muss sich selbst gegen jede Unbill nach aussen schützen, beständig wird sie durch andere Pflanzen, Thiere, elementare Ereignisse in ihrer Existenz bedroht, in diesem Kampf um's Dasein, wie es Darwin so treffend nennt, werden nur diejenigen Exemplare, die den schädlichen Einflüssen am besten widerstehen, sich erhalten, nur diejenigen Varietäten, die zufällig besser dazu geeignet sind, werden sich fortpflanzen und ihre neuen Eigenschaften weiter ausbilden. Daher zeigen die Eigenschaften der wildwachsenden Pflanzen, soweit sie nicht rein morphologischer Natur sind, immer ganz bestimmte Beziehungen zu den Umständen, unter denen sie leben, die Formen und andere Eigenschaften der Organe zielen wesentlich darauf ab, die Existenz der Pflanze unter den localen Bedingungen ihrer Heimath, ihres Standortes zu sichern; Varietäten und Arten, die nicht dazu ausgerüstet sind, den Kampf um's Dasein zu bestehen, gehen unter. Der Kampf um die Existenz wirkt daher im gewissen Sinne ähnlich wie die Auswahl des Züchters; so wie der letztere nur fortbildet, was seinen eigenen Zwecken entspricht, so bleiben im Kampf um's Dasein nur diejenigen Varietäten erhalten und fortbildungsfähig, die durch irgend eine Eigenschaft besser befähigt sind, den Kampf zu bestehen; so entstehen schliesslich durch unmerkliche Variation, durch Zerstörung der nicht

bestandsfähigen, durch weitere Ausbildung der nützlichen Eigenschaften, mit einem Wort, durch das, was man metaphorisch die natürliche Auswahl durch den Kampf um's Dasein nennen kann, Pflanzenformen, die dem Zweck der Selbsterhaltung ebenso genau, ja viel genauer angepasst (adaptirt) sind als die Culturpflanzen den Zwecken der Menschen. Durch die unbewussten Wirkungen und Gegenwirkungen der Pflanzen und ihrer lebenden und leblosen Umgebung entstehen endlich Organisationsverhältnisse, die für die Selbsterhaltung einer Pflanzenart unter ganz bestimmten localen Bedingungen kaum zweckmässiger gedacht werden können, die den Eindruck machen, als ob sie das Resultat klügster, umsichtigster Berechnung wären. Anderseits aber können durch fortgesetzte Cultur gewisse Eigenschaften, welche für den Kampf um's Dasein unentbehrlich sind, verloren gehen; so weist Hildebrand[1]) nach, dass die cultivirten Erbsen, Bohnen, Linsen, Getreidearten, Buchweizen durch die Cultur erst so grosse und schwere Samen bekommen haben, deren Befähigung zur Selbstaussaat verloren gegangen ist; so dass diese Pflanzen, aus Mangel an Verbreitungsmitteln für ihre Samen, und aus Mangel an Schutzmitteln vor Thieren, sich selbst überlassen zu Grunde gehen, daher im wilden oder verwilderten Zustand nicht angetroffen werden; ähnlich ist es mit solchen Culturpflanzen, deren Früchte nur für menschliche Zwecke umgeformt, für den Kampf um's Dasein im wilden Zustand untauglich geworden sind, wie die Kürbisse, Obstbäume u. dgl. Ja es kann in diesem Falle die Veränderung durch Cultur soweit gehen, dass in essbaren Früchten die Samen sich überhaupt nicht mehr ausbilden, wie bei manchen Varietäten der besten Birnen, Trauben, Feigen, Orangen, Datteln, der Brodfrucht, der Banane; wo also durch die Cultur das erste und wichtigste Mittel zum Kampf um's Dasein, die Fortpflanzungsfähigkeit durch Samen vernichtet ist.

Um sich darüber klar zu werden, wie der Kampf um's Dasein es bewirkt, dass die bestehenden wilden Pflanzenformen ihren specifischen Lebensbedingungen so ungemein genau angepasst sind, muss man beachten, dass jede Pflanze beständig in sehr geringem Grade variirt, dass die Variation alle Organe und alle Eigenschaften derselben trifft, wenn auch meist nur in äusserlich unmerklichem Grade, dass andererseits der Kampf um die Existenz bei den Pflanzen (ebenso wie bei den Thieren) ein immerwährender, nie ruhender ist, in welchem auch der kleinste Vortheil, den die Pflanze durch Variation in irgend einer Beziehung gewinnt, für ihre Existenz entscheidend werden kann.

Der Kampf, den die Pflanze mittels ihrer Fähigkeit zu variiren führt, bietet zwei sehr verschiedene Seiten dar; einerseits nämlich kommt es darauf an, dass die Organisation sich ganz allseitig den Bedingungen der Ernährung und des Wachsthums, welche durch das Klima und den Boden gegeben sind, anpasse; es versteht sich von selbst, dass eine submerse Wasserpflanze anders organisirt sein muss als eine Landpflanze, dass die Assimilationsorgane bei einer im tiefen Waldesschatten lebenden Pflanze anders eingerichtet sein müssen, als bei einer dem Sonnenlicht täglich ausgesetzten u. s. w. Für alle Pflanzen der Hochgebirge und Polarländer sind die Lebensbedingungen andere als für die Tieflandbewohner der Tropen und gemässigten Zonen. Wenn es sich allein um diese allgemeinen Lebensbedingungen der Pflanzen handelte, so wäre der Kampf um's Dasein ein

1) Hildebrand: die Verbreitungsmittel der Pflanzen. Leipzig 1873. p. 125.

relativ einfacher Vorgang; man kann sich vorstellen, wie unter den Varietäten einer Stammform, die im Wasser wächst, einzelne sich finden, die zuweilen ein Sinken des Wassers ertragen, wie diese Nachkommen erzeugen, welche nach und nach wie Sumpfpflanzen, endlich wie Landpflanzen sich verhalten [man vgl. Nasturcium amphibium, Polygonum amphibium u. a.[1]]; man kann sich ebenso vorstellen, das gewisse Nachkommen einer Pflanze ein wenig resistenter gegen das Erfrieren sind, dass diese Eigenschaft sich steigert, dass also eine Pflanzenform, die nur ein mildes Klima erträgt, nach und nach Varietäten erzeugt, die auch ein härteres, endlich selbst das härteste ertragen u. s. w. Schon diese relativ einfachen Verhältnisse würden aber zu einer grossen Mannigfaltigkeit der von einer Grundform abstammenden Varietäten hinführen müssen; denn jede Anpassung an neue klimatische und Standortsverhältnisse würde sich auf verschiedene Weise bewirken lassen, d. h. Varietäten verschiedener Art würden den Kampf gegen die elementaren Einwirkungen in verschiedener Weise aufnehmen und durchführen.

Viel mannigfaltiger aber gestaltet sich der Kampf um das Dasein und die dadurch bewirkte Veränderung der Organisation dadurch, dass jede Pflanze, indem sie sich für die elementaren Lebensbedingungen einzurichten sucht, auch noch gleichzeitig gegen zahlreiche andere Pflanzen und gegen die Angriffe der Thiere sich zu wehren hat, oder, was noch interessanter ist, die Pflanze benutzt vermöge ihrer Variation einzelne günstige Bedingungen, welche ihr andere Pflanzen und Thiere darbieten, um davon Vortheil zu ziehen, wie die Schmarotzer von ihren Nährpflanzen, die Dichogamen und andere Blüthenpflanzen von dem Besuch der Insecten. Die Mannigfaltigkeit in diesen Verhältnissen ist eine geradezu endlose und kann nur an Beispielen klar gemacht werden. Eine Bemerkung, die ebenfalls schon von Darwin herrührt, muss hier aber besonders hervorgehoben werden: die Individuen derselben Pflanzenform treten als Concurrenten, als Mitbewerber um den Platz, die Nahrung, das Licht u. s. w. auf; gerade die Gleichartigkeit der Bedürfnisse gleichartiger Pflanzen bewirkt zwischen ihnen einen Kampf um die Existenz; in etwas geringerem, aber noch immer in hohem Grade findet dies zwischen verschiedenen Varietäten derselben Stammform, noch weniger zwischen verschiedenen Species und Gattungen statt. Der Erfolg dieser Verhältnisse zeigt sich einerseits darin, dass bei gesellig lebenden Pflanzen wesentlich nur die kräftigsten Keimpflanzen zur vollen Entwickelung kommen, während die schwächeren unterdrückt werden, wie jeder junge Hochwald zeigt; andererseits können sehr verschiedene Arten und Gattungen dicht neben einander gedeihen, weil sie verschiedene Bedürfnisse haben, und die Concurrenz unter ihnen eine geringere ist.

Aus der Thatsache nun, dass Pflanzen von verschiedener Organisation wegen der verminderten Concurrenz unter ihnen leichter neben einander auf demselben Boden gedeihen, wurde von Darwin der so wichtige und folgereiche Schluss gezogen, dass bei der Fortbildung der Varietäten einer Stammform in wildem Zustand vorzugsweise diejenigen neuen Formen sich erhalten müssen, die von der Stammform und unter sich am meisten abweichen, während die Mittelformen

1) Von besonderem Interesse sind in dieser Beziehung Hildebrand's Beobachtungen an Marsilia. Bot. Zeitg. 1870, No. 1, und Askenasy, Bot. Zeitg. 1870, p. 193 ff. über Ranunculus aquatilis und divaricatus.

nach und nach verdrängt werden; es liegt darin die Ursache, warum zwischen den verschiedenen Arten einer Gattung so häufig die Mittelformen fehlen, obgleich man zu der Annahme berechtigt ist, dass sie durch Variation aus einer Stammform und Fortbildung der Varietäten entstanden sind.

In seinen groberen Zugen aber gerade deshalb sehr anschaulich macht sich der Kampf um das Dasein zwischen verschiedenen Pflanzenformen, die Concurrenz um den Raum, um Nahrung und Licht bemerklich, wenn man die Zudringlichkeit der sogenannten Unkräuter in den Gärten und auf den Feldern betrachtet. Die Culturpflanzen unserer Gärten und Felder sind im Stande unser Klima zu ertragen, der Boden gewährt ihnen, was sie zu üppigem Gedeihen brauchen; allein zahlreiche wild wachsende Pflanzen sind für unser Klima noch besser ausgerustet, sie wachsen auf dem cultivirten Boden noch kräftiger, rascher und üppiger als die Culturpflanzen; ihre Samen oder Rhizome sind in enormer Menge überall verbreitet. Werden nun die Culturpflanzen nicht sorgfältig vor den Unkräutern geschützt, so bemachtigen sich diese sehr bald des Raumes, der für jene bestellt war. Jedes Land, jeder Boden hat seine eigenthümlichen Unkräuter, d. h. unter bestimmten äusseren Bedingungen sind es immer bestimmte Pflanzenformen, welche gerade hier am kräftigsten gedeihen und den Culturpflanzen den Rang ablaufen. Gewissermaassen ein Maass für die Grösse des Uebergewichts der Unkrauter über die Culturpflanzen hat man an dem Betrage der Arbeit, welche der Mensch zur Vernichtung der Unkräuter anwenden muss, um seine Schützlinge zu retten und zu erhalten. Die Stammformen unserer Culturpflanzen sind meist in anderen Gegenden zu Hause; dort sind sie nicht nur für das Klima hinreichend ausgerüstet, sondern auch im Stande, die Concurrenz mit ihren Nachbarn aufzunehmen.

Die Anzahl von Pflanzenarten und von Individuen jeder Art, die wir auf einer Wiese, in einem Sumpfe u. s. w. vorfinden, ist nicht das Werk des Zufalls, sie hängt nicht blos davon ab, ob von der einen oder anderen Art mehr Samen dahin gekommen sind, ob die eine oder andere Art mehr Samen bildet u. s. w. Jede einzelne dieser Pflanzenarten würde, wenn sie allein vorhanden wäre, oder wenn sie durch Cultur geschützt würde, den betreffenden Bodenraum binnen kurzer Zeit ganz allein bedecken; dennoch stellt sich ein bestimmtes Verhaltniss unter den sich selbst überlassenen vermischten Arten her, ein Verhältniss, welches auf der specifischen Fähigkeit jeder einzelnen Art beruht, im Kampf mit den anderen sich zu behaupten.

Wie verwickelt das Verhältniss auch nur zweier nahe verwandter Pflanzenformen in ihrem Kampf um die Existenz auf bestimmten Localitäten sich gestalten kann, hat Nägeli ebenso eingehend als anschaulich an verschiedenen Alpenpflanzen dargestellt. »Der Vernichtungskrieg, sagt er[1], ist selbstverstandlich am heftigsten zwischen den Arten und Racen nachster Verwandtschaft, weil dieselben auf die gleichen Existenzbedingungen angewiesen sind. Achillea moschata verdrängt Achillea atrata oder wird von ihr verdrängt; man findet sie selten neben einander. Dagegen wächst die eine oder die andere mit Achillea Millefolium zusammen. Offenbar machen Achillea moschata und atrata, wie sie einander auch äusserlich hochst ahnlich sind, analoge Ansprüche an die Aussenwelt; Achillea Millefolium dagegen, welche beiden ferner steht, concurrirt nicht eigentlich mit ihnen, weil sie auf andere Existenzbedingungen angewiesen ist. Noch weniger concurriren die Pflanzen anderer Gattungen und Ordnungen.« — »Im Bernina-Heuthal (im Oberengadin) kommen Achillea moschata, A. artata und A. Millefolium in Menge vor; A. moschata und A. Millefolium auf Schiefer, A. atrata und Millefolium auf Kalk. Wo der Schiefer mit Kalk wechselt, da hört auch immer A. moschata auf und A. atrata beginnt. Es sind also hier die beiden Arten

1) Nageli in Sitzungsber. d. k. bayer. Akad. d. Wiss. 1865, 15. Dec. — Wie die Anpassung der Schutzmittel des Pollens an das Vorhandensein gewisser Insecten einerseits, und an die klimatischen Bedingungen anderseits die Verbreitung gewisser Pflanzenformen bestimmt, ist sehr anschaulich dargestellt bei Kerner: »die Schutzmittel des Pollens«. Innsbruck 1873, p. 44.

streng bodenstet; und so habe ich es an verschiedenen Orten in Bündten beobachtet, wo sie beide vorkommen. Mangelt aber eine Art, so ist die andere bodenvag. Achillea atrata bewohnt dann ohne Unterschied Kalk und Schiefer; und ebenso findet man A. moschata, obgleich dieselbe, wie es scheint, nicht so leicht auf den Kalk wie jene auf den Schiefer geht, doch neben dem Urgebirge auch auf ausgesprochener Kalkformation mit der dieser eigenthümlichen Vegetation. Im Bernina-Heuthal traf ich mitten auf dem Schiefer, der mit A. moschata bevölkert war, einen grossen herabgestürtzten Kalkblock, kaum mit zolldicker Bodenkrume bedeckt; auf demselben hatte sich eine Colonie von A. moschata angesiedelt, weil hier die Concurrenz der A. atrata ausgeschlossen war.« — »Ein ähnliches Ausschliessungsverhältniss wird in gewissen Gegenden zwischen Rhododendron hirsutum und Rhododendron ferrugineum, Saussurea alpina und Saussurea discolor, ferner zwischen Arten der Gattungen Gentiana, Veronica, Erigeron, Hieracium u. a. beobachtet.« — Den naheliegenden, aber auf unrichtigen Vorstellungen beruhenden Einwurf, dass von einem Kampf zweier Pflanzenformen doch nicht die Rede sein könne, so lange auf dem betreffenden Areal noch freier Raum vorhanden sei, entkräftet Nägeli folgendermaassen: »auf einem Schieferabhange stehen eine Million von Stöcken der Achillea moschata; sie nimmt selbstverständlich nicht allen Raum ein, denn es hätten hundert Millionen und mehr daselbst Platz, der übrige Raum wird von anderen Gewächsen occupirt. Es ist dies ein Gleichgewichtszustand, der sich mit Rücksicht auf die Bodenbeschaffenheit und die vorausgehenden klimatischen Einflüsse gebildet hat. Die Zahl von einer Million giebt uns also das Verhältniss, in welchem sich Achillea moschata gegenüber der anderen Vegetation zu behaupten vermag, und es ist ein ganz ungereimter Einwurf, wenn man sagt, es wäre ja noch viel Raum für Achillea atrata da. Wenn derselbe den Achilleen überhaupt zugänglich wäre, so würde er von der vorhandenen und jedenfalls bevorzugten Achillea moschata eingenommen. Denken wir uns nun den Fall, es befänden sich einmal auf dem genannten Schieferabhange, vielleicht in Folge künstlicher Anpflanzung, Achillea moschata und Achillea atrata gemengt, jede in der halben Individuenzahl, nämlich von 500.000. Von den beiden Arten gedeiht Achillea moschata hier, also auf der kalkarmen Unterlage, besser als Achillea atrata; letztere ist schwächlicher, ihre Gewebe sind weniger ausgereift; sie vermag in Folge dessen den äusseren schädlichen Einflüssen weniger zu widerstehen, als den Sommerfrösten oder lang andauerndem Regenwetter oder anhaltender Trockenheit u. s. w. Nehmen wir beispielsweise an, es trete alle 20 bis 50 Jahre ein heftiger Frost zur Blüthezeit ein, welcher die Hälfte der Pflanzen von Achillea atrata tödtet, während demselben die stärkere Achilla moschata widersteht. Die Lücken werden durch Besamung wieder ausgefüllt, es gehen aber mehr Achillea moschata auf als atrata, schon deswegen, weil jene nach dem Frost in der Zahl von 500,000, diese blos von 250,000 Individuen vorhanden ist. Es sind also in der Folge unter der Million Achilleen, die auf dem ganzen Abhange vorkommen, Achillea moschata vielleicht mit 670,000, Achillea atrata mit 330,000 Individuen vertreten. Nach einem zweiten Froste, welcher wieder die Hälfte von Achillea atrata vernichtet, kommen schon nahezu 800,000 Exemplare von Achillea moschata auf 200,000 von Achillea atrata. So nimmt mit jedem aussergewöhnlichen Sommerfroste die Zahl der letzteren ab, bis sie endlich ganz von dem Standorte verschwunden ist, auf welchem eine verwandte stärkere Art auf ihre Kosten sich ausgebreitet hat.« — Zum Schluss soll hier noch folgende Bemerkung desselben Autors reproducirt werden: »Man konnte aus der oben gemachten Deduction (es bezieht sich dies nicht unmittelbar auf Obiges, gilt aber auch dafür) vielleicht den Schluss ziehen wollen, dass ein solches Resultat immer eintreten und von zwei Pflanzen die eine verdrängt werden müsse, weil beide kaum je von ganz gleicher Stärke seien. Dies wäre jedoch unrichtig, denn es gilt nur für Pflanzen von möglichst gleichen Existenzbedingungen. — Wir können uns einen anderen Fall denken, wo die beiden Arten durch ganz ungleiche äussere Einflüsse (z. B. die eine durch Frühlingsfröste, die andere durch trockene Hitze) leiden, so dass bald die Individuenzahl der einen, bald die der anderen sich vermindert, wo ferner die Samenbildung und das Keimen der Samen durch ungleiche äussere Einwirkungen gefördert wird,

so dass bald die eine, bald die andere sich besonders vermehrt und die leer gewordenen Stellen ausfüllt. Hier muss das numerische Verhältniss der beiden Arten ein schwankendes sein; aber keine vermag die andere zu verdrängen.«

So wie sich der Kampf zwischen zwei Arten aus ihrem mehr oder minder guten Gedeihen auf einem Boden von bestimmter chemischer Beschaffenheit entspinnt, so kann auch das Bedürfniss nach mehr oder weniger Wasser, mehr oder weniger Licht, Wärme u. s. w. die Art des Kampfes der daraus hervorgehenden Vorkommensverhältnisse bestimmen. Nägeli giebt auch für Ersteres einige Beispiele. Wenn Primula officinalis und Primula elatior in einer Gegend zusammen vorkommen, so schliessen sie sich zuweilen sehr genau von einander ab, indem Primula officinalis die trockenen, Primula elatior die feuchten Stellen bewohnt. Jede ist auf ihrem Standort die stärkere und vermag die andere zu verdrängen. Ist aber nur eine Art vorhanden, so zeigt sie sich nicht so wählerisch; Primula officinalis vermag für sich feuchtere, Primula elatior für sich allein trocknere Stellen zu bewohnen, als wenn sie in Gesellschaft sind; ähnlich verhalten sich Prunella vulgaris und grandiflora, in Bezug auf mageren und fruchtbaren Boden auch Rhinanthus Alectorolophus und Rhinanthus minor, Hieracium Pilosella und Hieracium Hoppeanum.

Diese Beispiele mögen genügen, zu zeigen, was man sich unter dem Kampf ums Dasein zu denken hat. Man behalte aber im Auge, dass ein solcher sich in Bezug auf jede Lebensäusserung der Pflanze, in Bezug auf jedes Verhältniss der Aussenwelt, zumal auch zur Thierwelt, entspinnen muss, dass der Verlauf desselben für dieselbe Pflanze an verschiedenen Orten ein anderer ist u. s. w. Das Verständniss der Descedenztheorie, vor Allem die Einsicht in die Ursachen der so vollkommenen Einrichtungen der Organisation für ganz bestimmte, oft rein locale Lebensbedingungen der Pflanzen, hängt wesentlich von dem Verständniss des Kampfes ums Dasein ab.

§ 38. **Verhältniss der morphologischen Natur der Organe zur Anpassung derselben an die Lebensbedingungen der Pflanzen.** Jede Pflanze ist den Bedingungen und Umständen, unter denen sie wächst und sich fortpflanzt, sehr genau (aber nicht absolut genau) angepasst; ihre Organe haben die dazu nöthige Form, Grösse, Entwickelungsweise, Beweglichkeit, chemische Eigenschaften u. s. w.; wäre das nicht der Fall, so würde die Pflanze im Kampf um das Dasein unfehlbar zu Grunde gehen. Nun sind aber die Lebensbedingungen ungemein mannigfaltig, sie ändern sich im Lauf der Zeiten und können ins Endlose wechseln. Dieser unendlichen Mannigfaltigkeit der Lebensbedingungen entspricht die Mannigfaltigkeit der physiologischen Eigenschaften der Pflanzen, und doch sind es selbst bei den höher differenzirten Klassen nur drei bis vier morphologisch verschiedene Gliederungen, die Axengebilde, Blätter, Wurzeln und Trichome, welche unter Beibehaltung eines constanten morphologischen Charakters durch unzählige Abänderungen ihrer physiologischen Eigenschaften diesen Bedingungen genügen. Es wurde schon im dritten Kapitel des ersten Buches dieses Verhältniss als die Metamorphose der morphologischen Glieder der Pflanze bezeichnet, indem wir unter Metamorphose die physiologisch verschiedene Ausbildung morphologisch gleichnamiger Glieder verstanden. Die verschiedene physiologische Ausbildung richtet sich nach den Lebensbedingungen der Pflanzen, und insofern ist die Metamorphose gleichbedeutend mit dem, was wir hier bereits Anpassung, Adaptation genannt haben, und was man ebenso gut als Accommodation bezeichnen kann. Wenn man von der Zweckmässigkeit im Bau der Pflanzen redet, so ist damit thatsächlich auch nur gemeint, dass die Form und sonstigen Eigenschaften der Organe den Lebensbedingungen angepasst sind, was sich aus der Existenz der Pflanze im Kampf um das Dasein ohne

Weiteres von selbst ergiebt; die Ausdrücke Zweckmässigkeit, Adaptation und Metamorphose bezeichnen also dieselbe Thatsache, sie können daher als Synonyme gebraucht werden, was an verschiedenen Stellen des vorliegenden Buches auch schon mehrfach geschehen ist [1].

Für die im nächsten und letzten Paragraphen zu behandelnde Frage ist es nun sehr wichtig, von dem Verhältniss der Adaptation zur morphologischen Natur der Organe, von der grossen Constanz der morphologischen Charaktere und der unendlichen Mannigfaltigkeit der Metamorphose eine möglichst klare Vorstellung zu haben; denn gerade dieses Verhältniss ist es, welches allein durch die Descendenztheorie und durch keine andere Theorie sich erklärt.

In seinen allgemeinsten Zügen tritt das Verhältniss der Adaptation zur morphologischen Natur der Organe hervor, wenn man beachtet, dass jedes morphologisch bestimmte Glied die allerverschiedensten Functionen und diese wieder in der verschiedensten Weise ausführen kann, dass also mit anderen Worten die morphologische Natur der Glieder einer Pflanze von ihrer Function unmittelbar nicht bestimmt wird, dass andererseits auch die Function eines Organes von seiner morphologischen Natur unmittelbar nicht abhängt; so zeigt sich z. B., dass die Haargebilde (Trichome) bald als schützende Hüllen (meist in Knospen), bald als Drüsen, bald als aufsaugende Organe (als Wurzelhaare), bald als ungeschlechtliche Fortpflanzungsorgane (bei manchen Farnen als Sporangien) u. s. w. auftreten; so sind die Blätter gewöhnlich als chlorophyllreiche Assimilationsorgane ausgebildet, aber sie werden auch als schützende, chlorophyllfreie Hüllen für Winterknospen (bei den meisten einheimischen Holzpflanzen), als Reservestoffbehälter bei Keimpflanzen der Phanerogamen, oder bei den Zwiebeln benutzt, bei den Gefässkryptogamen produciren sie die Sporangien, die Geschlechtsorgane und ihre Hüllen sind bei den Phanerogamen eigenthümlich ausgebildete (metamorphosirte) Blätter; bei vielen dünnstengligen Angiospermen verwandeln sich die Blätter in Ranken, um den dünnen Stamm an benachbarten Ranken emporzuziehen und zu befestigen; die Blätter der Nepenthen erzeugen an ihrer Spitze ein Anhängsel, das einen mit beweglichem Deckel versehenen, sich mit selbst ausgeschiedenem Wasser füllenden Krug darstellt, manche in den Blüthen enthaltene Blätter sind als Nectarien ausgebildet, also ihrer physiologischen Bedeutung nach Drüsen; nicht selten verwandeln sich die Blätter in holzige harte Dornen; in anderen Fällen sind sie für Reize empfindlich, beweglich u. s. w. — Die Axentheile sind in ihrer Ausbildung kaum minder mannigfaltig, bald schlingen sie um aufrechte Stützen, bald sind sie verholzt und können sich selbst aufrecht erhalten; bald bilden sie dünne, schwankende Halme, bald fleischige dicke saftige Massen (Cactus), oder rundliche, mit Reservestoffen gefüllte Knollen, oder sie werden zu Ranken (Vitis) oder Stacheln (Gleditschia); zuweilen nehmen sie die Form von

---

1) Das Wort »Zweckmässigkeit« ängstlich zu vermeiden, wie manche neuere Schriftsteller wollen, weil es an veraltete teleologische Anschauungen erinnert, scheint doch des Guten zu viel; das Wort »nützlich«, welches man dem »zweckmässig« substituirt, hat eben auch teleologische Bedeutung in menschlichen Verhältnissen, und wenn man alle Worte, die früher einer unrichtigen Theorie gedient haben, über Bord werfen wollte, so würde diese Verminderung unseres Wortschatzes gar bald eine fühlbare Verarmung der Sprache herbeiführen; die Wissenschaft hat nicht die Worte, sondern die durch sie bezeichneten Begriffe zu klären und zu verändern. Sollen wir aus der Botanik etwa das Wort Wurzel entfernen, weil man früher ihm einen ganz anderen Sinn unterlegte als jetzt?

Laubblättern an, wie bei Ruscus und Xylophylla u. s. w. — Weniger mannigfaltig sind die Adaptationen der Wurzeln: meist fadenförmig, dünn cylindrisch und mit Wurzelhaaren zur Aufsaugung des Wassers und der Mineralstoffe besetzt, werden sie knollige Reservestoffbehälter bei der Georgine; ihr Gewebe wird locker, lufthaltig und sie selbst Schwimmblasen ähnlich bei Jussiaea; sie erscheinen als blosse Haftorgane am Stamm des Epheus, des Ficus repens u. a., oder sie verhalten sich ähnlich wie Ranken bei Vanilla aromatica; niemals aber erzeugen sie Sporangien oder Geschlechtsorgane.

Nach der vorhin gegebenen Definition der Zweckmässigkeit in der Organisation der Pflanzen kann man sich das Verhältniss der Adaptation zu der morphologischen Natur der Organe auch in der Weise klar machen, dass man zunächst den Zweck, d. h. das im Kampf ums Dasein günstigste Verhalten der Pflanzen ins Auge fasst und die Mittel beachtet, welche zur Erreichung dieses Zweckes benutzt, d. h. welche Glieder der Pflanze und mit welchen Metamorphosen dieselben dazu adaptirt werden. Einige Beispiele mögen auch dies erläutern[1].

Es ist offenbar für die Mehrzahl der Phanerogamen zweckmässig, d. h. im Kampf um das Dasein förderlich, dass sich ihr Stamm rasch zu einer gewissen Höhe emporrichtet, weil auf diese Weise die Bedingungen der Assimilation (Beleuchtung, Erwärmung) sehr vollkommen erfüllt, und weil, was vielleicht noch wichtiger ist, die Blüthen leichter von fliegenden Insecten aufgefunden und die einen mit dem Pollen der anderen befruchtet werden; auch wo (wie bei vielen Coniferen u. a.) der leichte Pollen durch den Wind auf die weiblichen Pflanzen geführt wird, kann dies besser erreicht werden, wenn die Blüthen sich in grösserer Höhe über dem Boden befinden; endlich wird auf diese Art die Aussaat der Samen ebenfalls durch den Wind oder durch Vögel, welche die Früchte verzehren, oder die Fortschleuderung der Samen aus aufspringenden Früchten erleichtert. Dass zumal diese die Fortpflanzung vermittelnden Verhältnisse durch den aufrechten Wuchs der Stengel begünstigt werden, scheint besonders durch die grosse Zahl von Pflanzen bestätigt, die ihre Belaubung in einer bodenständigen Rosette ausbilden oder auf dem Boden hinkriechen, um erst vor der Entfaltung der Blüthenknospen einen rasch aufstrebenden Blüthenstengel zu bilden; noch auffallender tritt dies bei den unterirdisch vegetirenden und oberirdisch blühenden Humusbewohnern und Schmarotzern (Orobanchen, Neottia u. a.) hervor. — Diese und noch andere speciellere Zwecke des aufrechten Wuchses zugegeben, ist es nun von Interesse zu sehen, auf wie verschiedene Weise dieser eine Zweck bei verschiedenen Pflanzenarten erreicht wird. Bei vielen Stauden ist der sich erhebende Stamm durch hinreichende Festigkeit und Elasticität geeignet, die Last der Blätter, Blüthen, Früchte aufrecht zu tragen; wird er zufällig umgeworfen, oder muss er sich, vorher kriechend, erst erheben, so ist sein Geotropismus vorhanden, um unter dem Einflusse der Schwerkraft ihn aufzurichten; die schwanken Halme der Gräser sind aber nicht selbst mit dieser Fähigkeit begabt, sondern das Basalstück jeder Laubblattscheide bildet einen dicken

[1] Ich muss mich bei den Beispielen auf Angabe der wichtigsten Puncte beschränken; die Adaptationen sind meist so vielseitig und verwickelt, dass ihre ausführliche Darstellung schon bei Einer Pflanze viel Raum erfordert; man vergleiche übrigens das im vierten Kapitel über Rankenpflanzen und das im sechsten über die Einrichtung der Blüthen zum Zweck der Fremdbestäubung Gesagte.

Ring, dessen Gewebe lange Zeit wachsthumsfähig bleibt; wird der Halm vom Winde geknickt, oder liegt er in der Jugend auf der Erde, so geschieht die Aufrichtung dadurch, dass sich die nach abwärts gekehrte Seite des Knotens rasch und kräftig verlängert; es entsteht eine knieförmige Krümmung, durch welche der Gipfeltheil des Halms emporgerichtet wird. — Wenn der Stamm dagegen ausdauert und ein grosses Gewicht von Zweigen, Blättern und Früchten zu tragen hat, so würden derartige Mittel nicht mehr genügen, dann verholzt das Gewebe; nimmt das Gewicht der Krone jährlich zu, so wird auch der Stamm jährlich dicker (dicotyle Bäume und Coniferen); bleibt das Gewicht der Belaubung gleich, wie bei den Palmen, so bleibt auch der Stamm gleich dick. In solchen Fällen ist eine bedeutende Masse assimilirter Substanz nöthig, um den massiven festen Stamm zu bilden; in vielen anderen Fällen wird aber die Aufrichtung mit einem sehr geringen Aufwande von organischer Substanz erreicht, nämlich bei den kletternden, windenden, schlingenden Pflanzen, die sich in den verschiedensten Familien der Angiospermen finden. Pflanzen mit windendem Stamm, wie der Hopfen, setzen im Allgemeinen die Existenz und Nachbarschaft anderer selbständig aufrecht wachsender Pflanzen voraus, um welche sie sich winden; damit eine benachbarte Stützpflanze leichter und sicherer ergriffen werde, ist der dünne Stengel schlingender Pflanzen mit rotirender Nutation ausgestattet, durch welche der überhängende Gipfeltheil im Kreise herumgeführt und gelegentlich an den Stengel einer aufrechten Pflanze angedrückt wird, um den sie sich nun emporwindet.

Auch die meisten mit Ranken versehenen Pflanzen sind, damit sie sich emporranken können, an die Nachbarschaft aufrechter Pflanzen gebunden: sie zeichnen sich durch eine ungemeine Sparsamkeit in Verwendung organischer Substanz für den Zweck des aufrechten Wuchses aus. Zuweilen, wie bei dem Weinstock, sind die Ranken Axengebilde, mit kleinen Blättchen besetzt und aus deren Axeln verzweigt; viel häufiger aber übernehmen Blattstiele (Clematis, Tropaeolum), oder die verzweigte, schmaltheilige Lamina (Fumaria), am häufigsten die metamorphosirten Gipfeltheile der Laubblätter (Pisum und andere Papilionaceen, Cobaea scandens) die Function der Ranken, indem sie sich fadenförmig ausbilden; die morphologische Bedeutung der Ranken der Cucurbitaceen ist noch nicht ganz sicher gestellt, wahrscheinlich sind es aber metamorphosirte Zweige. — Die Ranken kommen nur bei Pflanzen vor, deren Stamm nicht im Stande ist, das Gewicht der Belaubung, Blüthen und Früchte aufrecht zu tragen, in der Gattung Vicia z. B. haben alle dünnstengeligen Arten Blattranken, bei der dickstämmigen aufrechtwachsenden Vicia Faba aber sind diese rudimentär. — Die Aufgabe der Ranken ist es nun, sich um dünne Zweige und Blätter anderer benachbarter Pflanzen zu winden und so den emporwachsenden Gipfel des Stammes wie mit Tauen nach verschiedenen Seiten hin zu befestigen. Die Ausbildung der Ranken, d. h. die zweckentsprechende Ausstattung mit nützlichen Eigenschaften ist nun, wie Darwin gezeigt hat, eine nicht nur sehr verschiedenartige, sondern sie zeigt auch sehr verschiedene Grade der Vollkommenheit, ähnlich wie die windenden Stämme; manche Ranken leisten nur geringen Nutzen, zuweilen sind sie mehr zur Aushilfe für einen schlecht windenden Stamm vorhanden (Bignoniaarten). Wo aber die Rankenpflanzen vollkommen adaptirt sind, da treffen verschiedene Eigenschaften in wunderbarer Weise zusammen, um diese Art der Adaptation zum Nutzen der Pflanze fast auf ein Maximum zu steigern; die Ranken stehen

ausgestreckt nach verschiedenen Richtungen hin am fortwachsenden Gipfelspross; dieser macht rotirende Nutationsbewegungen, durch welche die Ranken in die verschiedensten Lagen kommen, aber diese selbst machen Nutationen, so dass sie innerhalb eines gewissen, oft nicht kleinen Umkreises unzählige Lagen annehmen, wodurch sie fast nothwendig auf eine innerhalb dieses Umkreises liegende Stütze (Zweig, Blatt u. s. w.) treffen müssen; die Stütze wird so zu sagen sorgfältigst aufgesucht; wird eine solche von einer Ranke berührt, so wird diese durch den leichten Druck zur Krümmung gereizt und windet sich fest in engsten Windungen um die Stütze; wenn mehrere Ranken dies in verschiedenen Richtungen vom Stamme aus thun, so hängt er nun schwebend zwischen den Stützpuncten; allein wenn es dabei bliebe, so wäre die Befestigung eine sehr schwankende, das Emporrichten würde nur langsam stattfinden; die ganze Einrichtung wird aber sinnreich vervollständigt; haben die Ranken mit ihren Enden sich befestigt, so verkürzen sie die Entfernung zwischen ihrem umwundenen Stützpunct und dem Stamm, aus dem sie entspringen, sie ziehen den Stamm zur Stütze hin, indem sie sich schraubig drehen; thun dies mehrere Ranken in verschiedenen Richtungen, so wird der zwischen ihnen hängende Stamm straff gespannt, und zugleich wird die Haltbarkeit der Ranken durch diese Drehung bedeutend erhöht; viele Ranken, zur Zeit ihrer Reizbarkeit sehr zart, werden später noch fest, holzig, manche verdicken sich auch beträchtlich (sehr auffallend bei Clematis glandulosa, Solanum jasminoides). Die überraschendste Adaptation aber zeigen die Ranken des wilden Weins (Ampelopsis hederacea), der Bignonia capreolata und einiger anderen Pflanzen. Am vollständigsten ist sie bei Ampelopsis hederacea durchgeführt. Die Ranken dieser Pflanze sind, wie bei der Weinrebe, verzweigte Axengebilde und in weit höherem Grade, als bei jener Art, negativ heliotropisch; ihre Fähigkeit, um dünne Stützen zu winden, ist wenig ausgebildet; kommen sie aber, was durch den negativen Heliotropismus bewirkt wird, mit einer Mauer, oder im wilden Zustande mit einer Felswand, einem Baumstamm und dgl. in Berührung, so bildet sich an jedem Rankenzweig, der mit seinem hakenförmig gekrümmten Ende jene berührt, im Lauf weniger Tage eine polsterartige Anschwellung, die sich später zu einer flachen rothen Scheibe ausbreitet und mit der Oberfläche der Stütze innig verwächst; wahrscheinlich adhärirt dieses Haftorgan zunächst vermöge einer dünnen Schicht klebrigen, ausgeschiedenen Saftes; die Befestigung an der Stütze wird aber vorwiegend dadurch bewirkt, dass die Haftscheibe in alle Vertiefungen des Stützpunctes eindringt, die kleinen Erhabenheiten umwächst; nachdem dies stattgefunden hat, wird die ganze Ranke dicker; sie zieht sich schraubig zusammen, wodurch der Stammtheil, aus dem sie entspringt, zu der Mauer, Felswand u. s. w. hingezogen wird; alsdann verholzt sie, und die Festigkeit ihres Gewebes, das Anhaften der Haftscheibe ist so bedeutend, dass nach Darwin eine mit fünf Haftscheiben versehene, mehrere Jahre alte Ranke zehn Pfund tragen konnte, ohne selbst zu zerreissen, und ohne dass die Haftscheiben sich von der Mauer ablösten. Da ein aufwärts wachsender Spross zahlreiche Ranken bildet, so ist diese Anheftung an die flache Stütze eine sehr wirksame und geeignet, das jährlich zunehmende Gewicht des verholzenden und sich verdickenden Stammes zu tragen; die Pflanze erklimmt auf diese Weise Mauern und Dächer von mehr als hundert Fuss hohen Gebäuden. Sehr interessant ist die Thatsache, dass solche Ranken der Ampelopsis, welche die zu erklimmende Mauer, Felswand

u. s. w. nicht berühren, nach einiger Zeit absterben und zu dünnen Fäden zusammentrocknen, die dann abfallen; eine Haftscheibe wird ohne Berührung mit der Stütze nicht gebildet. Damit nun aber diese merkwürdigen Ranken leichter mit der zu erklimmenden Wand in Berührung kommen, ist der aufrecht wachsende Spross selbst kaum positiv heliotropisch, da er durch diese Eigenschaft sich und seine Ranken von der Stütze entfernen würde; die jungen Sprosse, die dem Heliotropismus so wenig zugänglich sind, richten sich dagegen unter dem Einflusse der Schwere aufwärts; ohne diese Eigenschaft des Sprosses würde die ganze Einrichtung der Ranken ihren Zweck verfehlen.

Ganz äusserlich betrachtet, hat die Art, wie der wilde Wein an Felsen, Mauern, dicken Bäumen emporklimmt, eine gewisse Aehnlichkeit mit dem Klettern des Epheus; allein factisch sind beide ganz verschieden adaptirt; es wurde schon früher gezeigt, wie durch den negativen Heliotropismus die belaubten Epheuzweige an die Stütze angedrückt werden, wie der Gipfel des Zweiges anfangs schwach positiv heliotropisch ist und sich mit einer schwachen Convexität der Stütze dicht anlegt; an dieser angedrückten Stelle entstehen später die Reihen der Haftwurzeln (nicht in Folge des Druckes, denn sie kommen auch an frei hängenden Zweigen zum Vorschein), die mit den Unebenheiten der Rinde des Baumes oder der Felswand, welche als Stütze dient, innig verwachsen und so den Epheustamm befestigen. Andere schwachstengelige Pflanzen erreichen den Zweck, ihre assimilirenden und fertilen Sprosse emporzuheben, durch anscheinend viel einfachere Mittel; so die Brombeeren, Rosen, manche klimmenden Palmen (Calamus) u. s. w., deren lange Triebe sich über benachbarte Pflanzen hinlegen, sich von diesen tragen lassen, wobei ihnen hakenförmige Stacheln u. dergl. zu Hilfe kommen.

Für viele Pflanzen ist es im Kampf um die Existenz nützlich, dass sie den einmal occupirten Platz im Boden hartnäckig festhalten, ohne dass sie deshalb wie die Bäume und Sträucher grosse Holzmassen zu bilden brauchen; sie perenniren unterirdisch und senden in jeder Vegetationsperiode einzelne Sprosse hinauf ans Licht und in die freie Luft, um dort zu assimiliren, zu blühen und die Samen auszustreuen. Das Perenniren unterirdischer Theile hat den Vortheil, dass die Pflanze, obgleich sie nur zu bestimmten Jahreszeiten assimilirt und wächst, doch nicht nöthig hat, jährlich einen neuen Standort zur Keimung ihrer Samen zu suchen, wie die annuellen; durch Ansammlung der Reservestoffe unter der Erde erstarkt die Pflanze, sie bildet ihre Knospen unterirdisch so weit aus, dass sie dann zur rechten Zeit rasch emporwachsen können auf Kosten eines reichlichen Vorraths von Reservestoffen. Mit grosser Kraft treten die Triebe in jedem Jahr hervor, während bei der annuellen Pflanze jährlich zahlreiche schwache Samenkeime zu Grunde gehen, bevor einige unter ihnen die Stärke erreichen, um sich vor der Verdunkelung und Verdumpfung durch die Nachbarn zu schützen. Die unterirdisch perennirenden Pflanzen haben vor Allem aber die Fähigkeit, grossem und langem Frost, den heftigsten Temperaturschwankungen zu widerstehen, weil diese in der Tiefe sich nur langsam geltend machen; daher gehören so viele Alpenpflanzen und Polarpflanzen in diese Kategorie; sie können auch Orte bewohnen, die viel zu trocken sind, um die Keimung annueller Pflanzen zu sichern, weil in der Tiefe die Feuchtigkeit sich länger hält; und zahlreiche andere Vortheile liessen

sich nennen, die bei den annuellen jährlich aus Samen sich entwickelnden Arten natürlich durch andere Adaptationen aufgewogen werden.

Das Perenniren unter der Erde wird nun in der mannigfaltigsten Weise erreicht: bald sind es dünne unterirdisch hinkriechende Sprosse, in denen sich die Reservestoffe ansammeln und die zur bestimmten Zeit selbst über die Erde hervortreten, wie bei vielen Gräsern, oder deren Seitenknospen die Laubstengel entwickeln, wie bei den Schachtelhalmen, oder es sind dicke robuste Stämme; deren Sprosse jährlich an demselben Platz erscheinen. In manchen Fällen erneuert sich die ganze Pflanze jährlich: die im Vorjahr vorhandenen Theile sterben sämmtlich ab, und es vollzieht sich unterirdisch eine völlige Verjüngung des Individuums; bei der Kartoffel und Helianthus tuberosus bleiben nur die knollig angeschwollenen Gipfeltheile der unterirdischen Seitensprosse fürs nächste Jahr übrig, der ganze diesjährige Stock verschwindet; bei vielen unserer einheimischen Orchideen findet die Verjüngung in einer der p. 223 dargestellten ähnlichen Weise statt; einen der interessantesten Fälle der jährlichen Erneuerung bietet Colchicum autumnale dar, worüber die Erklärung zu Fig. 422, p. 596 zu vergleichen ist. In diesen Fällen (mit Ausnahme der Orchideen) sind es unterirdische Axentheile, in denen sich die Reservenahrung ansammelt; in anderen Fällen sammelt sie sich in den anschwellenden Wurzeln, die mit einem unterirdischen Theil des Stammes, der die Ersatzknospen trägt, in Verbindung bleiben, so bei dem Hopfen, der Dahlia, der Zaunrübe. Bei den Zwiebeln dagegen sammelt sich die Reservenahrung in den Blättern (Zwiebelschalen), welche die entwickelungsfähigen Knospen umgeben; oft sind es besonders ausgebildete Niederblätter, bei Allium Cepa dagegen sind es die Basaltheile der Laubblattscheiden, in denen sich die Reservenahrung sammelt, und welche den Winter überdauern, nachdem die oberen Theile derselben Blätter abgestorben sind.

Auf die mannigfaltigsten Einrichtungen, die den Zweck verfolgen, die Selbstbefruchtung der Pflanzen ganz oder theilweise zu verhindern, um durch das sexuelle Zusammenwirken verschiedener Individuen eine kräftigere und zahlreichere Nachkommenschaft zu erzielen, wurde schon im vorigen Kapitel hingewiesen und einige Fälle an Beispielen erläutert. So wie die äussere Form, Grösse, Farbe, Stellung, Bewegung der Blüthentheile fast überall wesentlich darauf berechnet ist, die Uebertragung des Pollens von einer Blüthe auf die andere, meist durch Insecten, zu ermöglichen, oft auch die Selbstbestäubung unmöglich zu machen, wie daraus eine grosse Verschiedenheit selbst solcher Blüthenformen, die nach einem und demselben morphologischen Typus gebaut sind, hervorgeht, so sind die Eigenschaften der reifen Samen und Fruchthüllen nicht minder darauf berechnet[1], die Aussaat zu vermitteln; morphologisch ganz ähnliche Früchte können deshalb physiologisch ganz verschiedene Eigenschaften annehmen und morphologisch sehr verschiedene Formen durch ihre Adaptation an die Bedingungen der Aussaat einander ähnlich werden. Was die Insecten für die Befruchtung der dichogamen, diclinen, heterostylen und vieler anderer Blüthen leisten, das thun die Vögel bei der Aussaat vieler Samen, die in fleischigen, nahrhaften Fruchthüllen verborgen sind; in manchen Fällen ist eine Aussaat anders als durch

[1] Dass diese Ausdrucksweise bei dem hier vertretenen Standpunct nur einen metaphorischen Sinn hat und nur der Bequemlichkeit wegen gebraucht wird, bedarf wohl kaum besonderer Erwähnung.

Vögel, welche die Beeren geniessen, kaum denkbar, wie bei der Mistel. Trockene Früchte oder Samen, die aus trockenen Früchten fallen, sind oft mit Flugapparaten versehen, deren morphologische Bedeutung die allerverschiedenste sein kann; die Flügel am Samen der Abiesarten sind eine oberflächliche Gewebeschicht der Samenschuppe, die am Samen von Bignonia muricata entstehen aus dem Integument der Samenknospe, die Flügel der nicht aufspringenden Früchte von Acer, Ulmus sind Auswüchse des Pericarps; die Haarkrone am Samen der Asclepias syriaca leistet offenbar ähnliche Dienste, wie der Pappus vieler Compositen, der einer Metamorphose des Kelches entspringt; in diesen Fällen ist es darauf abgesehen, dass der Wind die Samen oder Früchte forttrage, in anderen Fällen werden grössere Thiere wider ihren Willen dazu gebraucht, indem sich die hakigen oder rauhen Früchte ihnen anhängen und anderwärts abfallen u. s. w. Ueber diese und zahlreiche andere Einrichtungen zur Selbstaussaat giebt Hildebrand's reichhaltige und anregende Schrift: die Verbreitungsmittel der Pflanzen (Leipzig 1873) ausführliche Belehrung.

Die meisten dieser Adaptationen lassen sowohl ihren Zweck wie die mechanischen Einrichtungen zur Erreichung desselben leicht erkennen; nicht selten aber erfordern die letzteren auch hier genauere Beobachtung und einiges Nachdenken, um verständlich zu werden; unter vielen anderen derartigen Fällen sei hier nur einer, den jeder leicht selbst beobachten kann, angeführt. Die Frucht von Erodium gruinum und anderen Geraniaceen [1]) löst sich in fünf Mericarpien auf, deren jedes einen unten zugespitzten Conus darstellt, der den Samen enthält und oben eine lange Granne trägt; im feuchten Zustand ist diese gerade ausgestreckt; trocknet sie nun, auf dem Erdreich liegend, aus, so zieht sich die Aussenseite der Granne stärker zusammen, das obere Ende beschreibt einen sichelförmigen Bogen und stemmt sich mit der Spitze auf den Boden, wobei der Conus sich auf seine untere Spitze stellt; der untere Theil der Granne beginnt nun sich in enge Schraubenwindungen zusammen zu ziehen, wobei der Conus sich um seine Axe dreht und in den Boden eingebohrt wird; die an ihm sitzenden etwas aufgerichteten Haare halten ihn hier wie Widerhaken fest; nach dem Eindringen des Conus bohrt sich nun auch der korkzieherförmige Theil der Granne selbst ein, seinen samenhaltigen Theil immer tiefer in den Boden hineintreibend. Wird das Ganze von Neuem befeuchtet, so sucht sich die Schraube zu strecken, ihre Windungen aber stemmen sich, aufwärts unterstützt von den auf der Convexität stehenden Haaren, an die Bodentheile, so dass auch diese Bewegung dazu beiträgt, den unteren Conus noch tiefer in den Boden einzutreiben; der Mechanismus wirkt also bei zu- und abnehmender Feuchtigkeit in gleichem Sinne, um den samenhaltigen Theil des Mericarpiums in die Erde zu bringen.

Manche Einrichtungen an Pflanzen haben etwas ungemein Auffallendes durch das Zusammentreffen der verschiedensten Eigenschaften zur Erreichung eines ganz bestimmten, nur gewissen specifischen Lebensverhältnissen entsprechenden Zweckes, so die Ausstattung der Ampelopsis zum Emporklimmen an senkrechten Wänden, die Einrichtung der Bluthe von Aristolochia Clematitis, das Aufspringen der Früchte von Momordica Elaterium und tausend andere Vorkommnisse. Derartige exquisite Fälle sind gewöhnlich durch zahlreiche und verschiedenartige Uebergänge oder Mittelformen mit den gewöhlichen Vorkommnissen oder selbst mit anderen extremen Fällen verbunden; diese Uebergangsbildungen wurden

1) Vergl. Hanstein: Sitzungsber. der niederrhein. Ges. in Bonn 1868.

von Darwin für die Schling- und Kletterpflanzen und für die Befruchtung der Orchideen in seinen schon genannten Schriften, für die Befruchtung der Salviaarten von Hildebrand im Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. IV. 1865 und die Verbreitungsmittel der Samen (l. c.) ausführlich beschrieben.

§ 39. Die Descendenztheorie. Die in den vorhergehenden Paragraphen mehr angedeuteten als dargestellten Thatsachen und Folgerungen sind die Grundlagen der Descendenztheorie; dieselbe besteht in der Annahme, dass die verschiedensten Pflanzenformen in einem ähnlichen Verhältniss zu einander stehen, wie die fortgebildeten Varietäten einer Stammform zu dieser und unter einander; sie nimmt an, dass die verschiedenen Arten einer Gattung fortgebildete Varietäten einer Stammform sind, dass ebenso die verschiedenen Gattungen einer Familie ihre gemeinsamen Eigenschaften ihrer Abstammung von einer und derselben älteren Stammform, ihre Verschiedenheiten aber der Variation und Accumulation neuer Eigenschaften der Nachkommen in langen Generationsreihen verdanken; die Descendenztheorie geht noch weiter und nimmt dieselbe gegenseitige Verwandtschaftsbeziehung zwischen den verschiedenen Familien einer Klasse, zwischen den verschiedenen Klassen einer Gruppe und endlich zwischen den verschiedenen Gruppen unter einander an. Die Descendenztheorie betrachtet die Variation bei der Fortpflanzung als die Ursache aller Verschiedenheit der Pflanzen, die Erblichkeit der Varietätseigenschaften als die Ursache der Uebereinstimmung, welche auch zwischen den verschiedensten Pflanzenformen herrscht; das, was wir das gemeinschaftliche Wachsthumsgesetz einer Klasse oder auch wohl ihren Typus nennen, verdanken alle Pflanzen dieser Klasse ihrer Abstammung von einer Stammform (Archetypus, Darwin); was man seit langer Zeit als Verwandtschaft der Pflanzenformen in einem blos metaphorischen Sinne bezeichnet, ist demnach für die Descendenztheorie eine wirkliche Verwandtschaft, Blutsverwandtschaft in den verschiedensten Graden; die Verschiedenheiten sind im Laufe sehr langer Zeiten, d. h. durch sehr zahlreiche Generationen dadurch entstanden, dass die Nachkommen desselben Archetypus fortfuhren zu variiren, dass verschiedene Nachkommen in verschiedener Weise variirten, dass die verschiedenen Varietäten unter verschiedenen klimatischen Bedingungen, besonders aber unter den verschiedenen Bedingungen, welche der Kampf um das Dasein darbot, ihre Verschiedenheiten immerfort steigerten und steigern mussten, um existenzfähig zu bleiben, während zahllose Varietäten, Species, Gattungen nach und nach zu Grunde gingen, weil sie den Kampf um das Dasein unter neuen Verhältnissen, wie sie die geologischen Veränderungen und das Auftreten anderer besser adaptirter Arten mit sich brachten, nicht genügend ausgerüstet waren.

Ihre wissenschaftliche Berechtigung gewinnt die Descendenztheorie dadurch, dass sie allein im Stande ist, alle gegenseitigen Beziehungen der Pflanzen unter einander, ihre Beziehungen zu dem Thierreich und zu den Thatsachen der Geologie und Palaeontologie, ihre Vertheilung auf der Erdoberfläche zu verschiedenen Zeiten u. s. w. auf sehr einfache Weise zu erklären, indem sie keine anderen Voraussetzungen braucht, als die Variation mit Erblichkeit und den beständigen Kampf um das Dasein, welcher nur die mit nützlichen Eigenschaften hinreichend ausgerüsteten Formen bestehen lässt, die anderen eher oder später vernichtet; beide Voraussetzungen aber stützen sich auf unzählige Thatsachen. In der Descendenztheorie ist nur eine Hypothese, d. h. nur eine Voraussetzung, die sich

nicht unmittelbar als Thatsache beweisen lässt, enthalten, nämlich die Annahme, dass der Betrag der Variationen ein beliebig grosser in beliebig langer Zeit werden könne. Da nun aber die Descendenztheorie, in welcher diese Hypothese involvirt ist, hinreicht, die Thatsachen der Morphologie und Adaptation zu erklären, und da keine andere wissenschaftliche Theorie dieses leistet, so ist damit auch die Berechtigung der genannten Hypothese erwiesen.

Die Descendenztheorie in der Form, in welcher sie von Darwin begründet wurde, lässt es begreiflich erscheinen, wie die Pflanzen zu ihrer ausserordentlich zweckmässigen Ausrüstung für den Kampf ums Dasein gelangt sind: der Kampf ums Dasein selbst hat sie so ausgerüstet, indem er unter den neuentstandenen, mit verschiedenen Talenten begabten Varietäten immer nur die bestehen und sich fortpflanzen liess, welche für das Klima und die Concurrenz der Mitbewerber, gegen die Angriffe der Thiere u. s. w. am besten ausgestattet waren; so mussten aus schwachen, unmerklichen Anfängen nach und nach durch Accumulation nützlicher Eigenschaften Adaptationen sich entwickeln, die, ohne Darwin's Theorie, als das Werk sorgfältigster, umsichtigster Berechnung und Ueberlegung, zuweilen aber auch grausamer Laune (wie bei der Bestäubung von Apocynum androsaemifolium durch Fliegen, die dabei zu Tode gemartert werden) erscheinen würden.

Die Thatsache, dass morphologisch gleichartige Glieder für die verschiedensten Functionen ausgerüstet sind, wird erklärlich, wenn man bedenkt, dass die morphologischen Verhältnisse im Aufbau der Pflanzen eben diejenigen sind, welche am sichersten auf die Nachkommen sich vererben, weil sie für den Kampf ums Dasein entweder bedeutungslos sind, oder weil sie bei den verschiedensten Lebensverhältnissen sich als nützlich erweisen, wie die Gliederung in Stamm, Blatt, Wurzel, die Differenzirung in verschiedene Gewebesysteme u. s. w., durch welche die Theilung der physiologischen Arbeiten, die Erwerbung mannigfaltigster Eigenschaften für den Kampf ums Dasein erleichtert wird. Die Thallophyten, Characeen und Lebermoose zeigen, dass diese Differenzirungen, diese morphologischen Gliederungen anfangs, bei den niedersten, ersten Pflanzen nicht da waren, dass sie sich nach und nach entwickelten; als sie aber einmal ausgebildet waren, wurden sie bei weiteren Variationen festgehalten, weil sie niemals ein Hinderniss, wohl aber oft ein Vortheil für die Adaptation waren.

Die strenge Erblichkeit morphologischer Verhältnisse führt zu einer der merkwürdigsten Erscheinungen, zur Erzeugung von Gliedern ohne Function; es kam offenbar vor, dass erbliche Eigenschaften unter neuen Lebensverhältnissen der Nachkommen keine Verwendung mehr fanden, weil die betreffenden physiologischen Bedürfnisse der Pflanzen durch andere Mittel, durch veränderte Adaptationen gedeckt wurden. Dahin gehören z. B. die mikroskopisch kleinen Blättchen an den wurzelähnlichen Sprossen von Psilotum, die Bildung des Endosperms im Embryosack vieler Dicotylen, deren Embryo später so stark wächst, dass er das Endosperm verdrängt, während er sich mit Reservestoffen füllt, die sonst das Endosperm der Keimpflanze darbietet; am auffallendsten ist aber das Verhalten der chlorophyllfreien Schmarotzer und Humusbewohner; die sich in verschiedenen Pflanzenabtheilungen vorfinden, und deren nahe Verwandte chlorophyllhaltige, grosse, grüne Blätter bilden, während jene zwar Blätter in morphologisch ähnlicher Weise erzeugen, die aber weder grün noch gross sind, bisweilen bis zum

Unkenntlichen verkümmern: die Descendenztheorie wird nicht anstehen zu behaupten, dass die chlorophyllfreien Schmarotzer und Humusbewohner die veränderten Nachkommen chlorophyllhaltiger, belaubter Vorfahren sind, die sich nach und nach angewöhnten, die assimilirten Nährstoffe anderer Pflanzen oder die brauchbaren Zersetzungsproducte derselben aufzunehmen, und je mehr sie das thaten, desto überflüssiger wurde für diese Pflanzen die eigene Assimilation; damit wurden die grünen Blätter bedeutungslos, das Chlorophyll derselben hörte auf sich zu bilden: die chlorophyllfreien Blätter aber hatten für die neue Pflanzenform wenig oder gar keinen Nutzen, und so wurde auf ihre Ausbildung möglichst wenig Substanz aufgewendet, sie wurden also mit zunehmender Ausartung immer kleiner.

Vom Standpunct der Descendenztheorie aus gesehen, stellt das natürliche Pflanzensystem die Verwandtschaft, d. h. die Abstammungsverhältnisse der Pflanzen dar; eine Species besteht aus allen Varietäten, die aus einer Stammform zuletzt hervorgingen, eine Gattung besteht aus allen Species, die aus einer älteren Stammform entstanden und im Lauf der Zeiten sich weiter differenzirten, eine Familie umfasst die Gattungen, die aus einer noch älteren Stammform durch Variation hervorgingen, die erste Stammform für die Klassen einer Gruppe gehört einer noch älteren Vergangenheit, und schliesslich muss es eine Zeit gegeben haben, wo die ersten Pflanzen den Anfang der ganzen Entwickelungsreihe machten und durch ihre variirenden Nachkommen die Urtypen der späteren Formen wurden. — Die im II. Buch ausführlicher dargestellten Verwandtschaftsbeziehungen der Klassen und Gruppen des Pflanzenreichs könnte man durch Linien versinnlichen, die sich den Verwandtschaften entsprechend an einander anschliessen; man würde so ein System divergirender Linien erhalten, ähnlich einem unregelmässig ausgebildeten Verzweigungssystem. Man hat es bereits vielfach versucht, derartige sogen. Stammbäume für das ganze Pflanzenreich oder einzelne Abtheilungen desselben zu entwerfen; doch gewähren diese Versuche bis jetzt nur geringe Befriedigung, da bei der noch immer sehr mangelhaften Kenntniss der wirklichen Verwandtschaften der Phantasie und dem subjectiven Urtheil zu viel Spielraum bleibt. Ich begnüge mich hier darauf hinzuweisen, wie schon im II. Buch wiederholt geschehen, dass bei der Aufstellung eines Stammbaumes vor allem die einfachsten Formen der verschiedenen Typen oder Klassen in Betracht zu ziehen sind, in ihnen muss sich die Abstammung von gemeinsamen Urformen am deutlichsten aussprechen; an jede der nur wenig verschiedenen einfachsten Formen knüpft sich dann eine sich verzweigende Entwickelungsreihe, in welcher die Variation unabhängig von anderen Reihen fortschreitet und sich von diesen immer mehr entfernt, so dass die vollkommensten Formen verschiedener Typen am weitesten von einander abstehen.

Die Descendenztheorie verlangt, dass die verschiedenen Pflanzenformen zu verschiedenen Zeiten entstanden sind, dass die Urformen der einzelnen Klassen und Gruppen früher da waren, als die abgeleiteten, und die palaeontologischen Forschungen, obgleich sie nur über sehr ungenügendes Material verfügen, entsprechen dieser Forschung.

Ebenso ist es eine nothwendige Consequenz der Descendenz, dass jede Pflanzenform an einem bestimmten Orte zuerst entstand, und dass sie sich von dort nach und nach weiter ausbreitete, dass sie im Lauf der Zeiten wanderte; dass

ihre Wanderung von klimatischen Verhältnissen, der Concurrenz der Mitbewerber abhing, dass sie auf Hindernisse stiess oder Transportmitteln begegnete, durch die sie sich rascher ausbreiten konnte[1]. Die Pflanzengeographie hat bereits für manche Formen die Orte auf der Erdoberfläche bestimmt, von denen ihre Verbreitung und Wanderung ausging (Verbreitungscentra), sie hat gezeigt, wie die Verbreitung bald durch das Klima, bald durch Gebirgszüge, bald durch Meere verhindert wird, wie später entstandene Inseln sich von benachbarten Continenten aus mit Pflanzen bevölkerten, die zu Stammformen neuer Arten wurden[2], wie manche Arten, auf einem für sie neuen Boden (z. B. europäische Pflanzen in Amerika, und umgekehrt) zuweilen den Kampf ums Dasein mit den dort einheimischen Arten siegreich aufnahmen und sich enorm vermehrten: es gelingt sogar, in der Vertheilung der gegenwärtig existirenden Pflanzen, z. B. der Alpenpflanzen, die Wirkungen der letzten grossen geologischen Veränderungen, des Eintritts und Wiederverschwindens der Eiszeit und früherer Epochen, noch zu erkennen.

Wenn man bedenkt, wie viele Generationen unsere Culturpflanzen durchlaufen müssen, bevor ein erheblicher Betrag von neuen Eigenschaften an ihren Varietäten sichtbar wird, wie lange es oft dauert, bevor die neuen Eigenschaften erblich werden, und wenn man bedenkt, wie ausserordentlich gross die Verschiedenheiten der erblichen Eigenschaften der Pflanzen sind, so kommt man zu dem Schluss, dass seit dem Erscheinen der ersten Pflanzen auf der Erde eine undenkbar lange Zeit vergangen sein muss; aber auch die Geologie und die Physik des Erdkörpers verlangen derartige Zeiträume zur Erklärung anderer Thatsachen, und auf einige Millionen von Jahren mehr oder weniger kommt ohnehin Nichts an, wenn es sich um Erklärung solcher Thatsachen handelt, die erst im Laufe der Zeit sich bis zu einem gegebenen Betrage steigern können.

Die ersten Anfänge der Descendenztheorie, die ebenso für das Thierreich, wie für das Pflanzenreich gilt, finden sich bei Lamarck am Anfang des Jahrhunderts (Zoologie philosophique 1809), sie wurde später von Geoffroy St. Hillaire vertheidigt, hat sich aber erst durch Darwin's Werk: on the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life (London 1860) derart Bahn gebrochen, dass sie fortan als ein integrirender Theil der Wissenschaft bestehen wird. Darwin's grosses Verdienst ist es, den Kampf ums Dasein, den alle lebenden Wesen zu kämpfen haben, als Thatsache festgestellt und seine Wirkung auf die Zerstörung oder Erhaltung neuer Varietäten dargethan zu haben; erst durch den Kampf ums Dasein ist das treibende Princip erkannt, die Descendenztheorie befähigt worden, das grosse Problem zu lösen, warum morphologisch gleichartige Organismen so verschiedene Anpassungen haben, und umgekehrt: zu zeigen, wie überhaupt die Zweckmässigkeit in der Organisation und zugleich die verwandtschaftlichen Beziehungen der Pflanzen unter einander sich erklären lassen. Darwin betrachtet die »natürliche Auswahl«, welche der Kampf ums Dasein bewirkt, als die einzige Ursache der steigenden Differenzirung der variirenden Pflanzen; er geht von der Ansicht aus, dass jede Pflanze nach allen Richtungen hin variirt, ohne irgend eine bestimmte Ten-

---

1) Was sich in dieser Richtung leisten lässt, zeigt A. Kerner beispielsweise an den Verwandtschaftsverhältnissen, der geographischen Verbreitung und Geschichte der Cytisusarten aus dem Stamme Tubocytisus (die Abhängigkeit der Pflanzengestalt von Klima und Boden: Innsbruck 1869).

2) Vergl. Dalton Hooker: considérations sur les flores insulaires (Ann. des sc. nat. 5. Série. IV, p. 266).

denz, sich nach irgend einer bestimmten Richtung weiter auszubilden; er überlässt es dem Kampf ums Dasein allein, einer oder einigen Varietäten unter den unzähligen, die sich bilden, die weitere Existenz zu sichern, und ist überzeugt, dass auf diese Weise nicht nur eine vollständige Adaptation der neuen Formen zu Stande kommt, sondern auch die morphologische Gliederung sich immer weiter fortbildet. Nägeli[1] nimmt dagegen an, dass schon in jeder Pflanze selbst die Tendenz liege, nach einer bestimmten Richtung hin zu variiren, die morphologische Differenzirung zu steigern, oder, wie man es gewöhnlich nennt, sich zu vervollkommnen; die grossen rein morphologischen Verschiedenheiten der Pflanzenklassen und kleinerer Abtheilungen konnten dann diesem inneren Trieb zu höherer und verschiedenartiger Differenzirung ihr Dasein verdanken, während der Kampf um die Existenz die Adaptation der einzelnen Formen bewirkt. — Die grossen Leistungen der Descendenztheorie bleiben im einen wie im andern Fall bestehen, und das ist zunächst die Hauptsache. Vor allem wird es bei weiterer Forschung immer darauf ankommen, diejenigen Eigenschaften der Pflanzen, die keine Beziehung zur Aussenwelt zeigen (die rein morphologischen) abzusondern von solchen Einrichtungen, die es der Pflanze allein möglich machen, unter gegebenen äusseren Bedingungen zu existiren; dass diese letzteren nur durch Adaptation im Kampf ums Dasein erworben sein können, scheint gewiss[2].

Die ersten und einfachsten Pflanzen hatten keine Eltern, sie entstanden durch Urzeugung; ob dieses nur einmal stattfand, ob gleichzeitig nur eine oder zahlreiche Urpflanzen sich bildeten und im letzteren Fall zu verschiedenen Entwickelungsreihen Anlass gaben, ob, wie Nägeli annimmt, zu jeder Zeit und noch jetzt Urzeugung stattfindet und durch diese der Anfang neuer Entwickelungsreihen gegeben wird, sind noch zu lösende Fragen, die wir hier nicht weiter verfolgen.

---

1) Nägeli: Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art (München 1865).

2) So hat neuerlich Pringsheim bei den Sphacelarien auf Erscheinungen aufmerksam gemacht, welche zeigen, dass auch ohne die Mitwirkung des Kampfes ums Dasein eine fortschreitende Entwickelung mit zunehmender morphologischer Differenzirung stattfinden kann (Abhandl. der Berliner Akademie. 1873). Die Culturpflanzen dagegen zeigen, dass starke Accumulation neuer physiologischer Eigenschaften möglich ist, ohne erhebliche Aenderung morphologischer Momente.

# Register.



